Untersuchungen über den Darm der Wasserassel.

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der Doktorwürde

einer

Hohen philosophischen Fakultät (Sektion II)

der

Kgl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

eingereicht am 25. März 1911

von

HANS HERMANN BLEHER
aus Camberg im Taunus.

München.
Druck von R. Oldenbourg.
1912.

Untersuchungen über den Darm der Wasserassel.

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der Doktorwürde

einer

Hohen philosophischen Fakultät (Sektion II)

der

Kgl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

ACAD.
LUDWIGSAT.
BIBL.

eingereicht am 25. März 1911

von

HANS HERMANN BLEHER
aus Camberg im Taunus.

München.
Druck von R. Oldenbourg.
1912.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41545808_0020

Eine besondere Eigentümlichkeit des Asseldarmes sind die überaus großen an seinem Aufbau beteiligten Zellelemente. Dieser Umstand fordert denjenigen, der sich für die Frage der Kernplasmarelation interessiert — wie Richard Hertwig[17]) die gesetzmäßigen Unterschiede in den Größenverhältnissen zwischen Kern und Protoplasma genannt hat — geradezu heraus, den Asseldarm zum Gegenstand einer in dieser Richtung zielenden Untersuchung zu machen.

So war es auch ursprünglich meine Absicht, der Frage der Kernplasmarelation im Darm von Asellus näher zu treten und namentlich das Verhalten derselben bei wechselnden Temperaturen zu untersuchen. Leider stieß ich bei meinem Vorhaben auf unerwartete Schwierigkeiten. Ganz abgesehen von dem Umstand, daß die Zellterritorien infolge ihrer eigenartigen, einem Syncytium nicht unähnlichen Verbindung untereinander nicht leicht zu erkennen sind, zeigen nämlich die Kerne des Darmepithels mitunter eigentümliche Gestaltsveränderungen, die jede genauere Messung unausführbar erscheinen lassen. Die Ursache dieser Gestaltsveränderung glaubte ich anfangs in der mangelhaften Fixierung des Materials erblicken zu müssen; doch werden wir den wahren Grund hierfür noch im Laufe dieser Untersuchung kennen lernen. Viel ungünstiger aber traf es sich, daß von den Kulturen, die ich mit eben ausgeschlüpften jungen Asseln besetzt und zum Weiterzüchten teils in die Wärme, teils in die Kälte gebracht hatte, die Kältetiere in ihrer Entwicklung weit hinter den in der Wärme gezüchteten zurückblieben. Denn während die Wärmetiere schon nach acht Monaten die Geschlechtsreife erreicht hatten, war es bei den Tieren meiner Kältekulturen selbst nach vierzehn noch nicht so weit gekommen.

Ich beschloß daher, mein Augenmerk mehr auf morphologische und physiologische Dinge zu richten, von denen mir schon bei einer früheren Gelegenheit interessante Einzelheiten zu Gesicht gekommen waren.

Bevor ich mich jedoch dem eigentlichen Gegenstand meiner Untersuchung zuwende, möchte ich eine kurze Zusammenstellung derjenigen Arbeiten geben, welche die Erforschung der Darmverhältnisse bei den Wasserasseln bzw. den diesen sehr nahestehenden Landasseln zur Aufgabe haben. Dabei wird es wohl nicht zu vermeiden sein, daß ich auch einige Abhandlungen anführe, die sich mit dem Studium der in innigster Beziehung zum Darm stehenden sog. »Leberschläuche« beschäftigen, zumal ich sehr häufig Gelegenheit haben werde, auf zwei Werke dieser Kategorie hinzuweisen.

Aus der älteren Literatur wäre zunächst Lereboullets[23]) im Jahre 1850 erschienene Monographie der Landasseln zu nennen, die »mémoires sur les Crustacés de la famille des Cloportides qui habitent les environs de Strasbourg«. Weiter dann etwa das, was Leydig[25]) in seinem Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere (1864) oder in seiner Arbeit[26]) über Amphipoden und Isopoden (1878) in bezug auf den Asseldarm sagt.

Aus dem Jahre 1883 sind Huets[18]) »Nouvelles recherches sur les Crustacés Isopodes« zu erwähnen. Nicht ganz ein Dezennium später Ides[19]) Untersuchung über »Le tube digestif des Edriophthalmes« (1892). Für das Jahr 1897 kommen zwei Arbeiten in Betracht. Conklins[5]) »The relation of nuclei and cytoplasm in the intestinal cells of land Isopods« und Prenants[34]) »Rapports du noyau et du protoplasme dans les cellules hépatiques de l'Oniscus murarius«. 1898 erscheint Mc Murrichs[31]) Schrift: »The epithelium and the so-called midgut of the terrestrial Isopods«, gegen die Schönichen[38]) im nächsten Jahre in seiner Arbeit »Über den Darmkanal der Onisciden und Aselliden« Stellung nimmt. Hierauf folgt Murlins[32]) »Absorption and secretion in the digestive system of the land Isopods« (1902) und zuletzt Maziarskis[28]) »Contributions

à l'étude de la relation du noyau avec le protoplasme« (1904) und seine[29]) Studien: »Sur les changements morphologiques de la structure nucléaire dans les cellules glandulaires« (1910).

Zu der vorliegenden Untersuchung wurde Asellus aquaticus L. verwendet. Die im Frühjahr in Tümpeln des Münchener Botanischen Gartens gesammelten Tiere wurden in Glasgefäßen untergebracht, die ich mit Wasserpflanzen besetzte und zwecks reichlicher Sauerstoffzufuhr durchlüftete. Mit großer Vorliebe wühlten die Asseln dort in dem weichen Mulm, der den Boden bedeckte und dessen faulende Substanzen ihnen die angenehmste Nahrung zu sein schien.

Bevor ich zu den eigentlichen Fütterungsversuchen schritt, ließ ich die Tiere zwei bis drei Wochen hungern. Zu diesem Ende wurde eine größere Anzahl ausgewachsener Exemplare in Aquarien mit fließendem Wasser gehalten. Mit besonderer Sorgfalt wurde dabei auf die Reinhaltung der Gläser geachtet.

Zum Zweck der Fütterung übertrug ich die Asseln der leichteren Kontrolle wegen in niedrige, mit einem Deckel versehene Kulturschalen. Aus diesen heraus wurden sie in halbstündigen, später ganzstündigen Zwischenräumen abgetötet.

Dies geschah folgendermaßen: Sobald die Tiere von anhaftenden Wassertröpfchen befreit waren, wurden sie nach Entfernung eines Teiles des Schwanzstückes in die Fixierungsflüssigkeit gebracht. Um ein durchaus gleichmäßiges Eindringen derselben zu ermöglichen, empfiehlt es sich, Darm und Leberschläuche möglichst schnell herauszupräparieren, was mit einiger Übung in wenigen Sekunden gelingt.

Zur Fixierung bediente ich mich mit bestem Erfolg der auf etwa 45° erwärmten Hermann schen Flüssigkeit. Doch wurde daneben auch Sublimat, Flemming sches, Mann sches, Perenny sches, Zenker sches Gemisch sowie 1 proz. Osmiumessigsäure verwendet.

Es braucht wohl nicht besonders hervorgehoben zu werden, daß die Objekte zur Erlangung einwandfreier Präparate möglichst gleichmäßig behandelt werden müssen. So wurden die etwa

30 Stunden in osmiumhaltigen Flüssigkeiten fixierten Stücke ebenso lang in fließendem Wasser ausgewaschen und dann in schneller Folge durch die mit 10% beginnende Alkoholreihe bis zum Xylol gebracht. In einer aus Xylol und leicht schmelzbarem Paraffin hergestellten Lösung verblieben sie dann bei mäßiger Temperatur so lange, bis alles Xylol verdunstet war, um hierauf, in härteres Paraffin übertragen, eine Stunde etwa im Thermostat belassen zu werden.

Die 5 μ-dicken Schnitte wurden mittels Eiweißes aufgeklebt, mit Safranin etwa 24 Stunden gefärbt und dann in 94 proz. Alkohol differenziert. Hierauf Pikroindigokarminnachfärbung. Von anderen Färbemitteln verwendete ich noch Heidenhains Eisenhämatoxylin mit Lichtgrünnachfärbung, Delafields Hämatoxylin mit nachfolgender Eosintinktion und Altmanns Säurefuchsin-Pikrinalkoholfärbung.

In ähnlicher Weise wie mit dem Schnittmaterial verfuhr ich mit dem für Totalpräparate bestimmten. Die nach der Fixierung sorgfältig gewaschenen Därme wurden auf einem Objektträger unter die Präparierlupe gebracht und mit einem scharfen Skalpell der Länge nach durchschnitten. Hierauf wurde der etwa vorhandene Darminhalt mittels eines weichen Pinsels entfernt und die auf diese Weise gereinigten Darmstücke mit Boraxkarmin, öfters auch mit nachfolgendem Bleu-de-Lyon in der bekannten Weise gefärbt. Von den so erhaltenen Präparaten, die ganz brauchbare Bilder lieferten, wurden einige nach Aufhellen durch Nelkenöl in Kanadabalsam eingeschlossen, andere langsam in Glyzerin gebracht.

Nach diesen technischen Erörterungen wollen wir uns zunächst mit der

Morphologie des Asseldarmes

bekannt machen und mit der Beschreibung seiner äußeren Gestalt beginnen.

Der Darmkanal der Aselliden setzt sich aus vier Abschnitten zusammen: Oesophagus, Kaumagen, Mitteldarm und Enddarm. Für uns kommt hier bloß der Mitteldarm in Betracht.

Er übertrifft die übrigen Abschnitte des Verdauungstraktus bedeutend an Länge. Beim erwachsenen Tiere nahezu 1 cm messend, erstreckt er sich als zylindrisches Rohr von beinahe konstantem Durchmesser in gerader Linie vom Ende des Kaumagens nach hinten und geht, kurz vor der Afteröffnung eine sphinkterartige Einschnürung bildend, in den Enddarm über.

Auf der Dorsalseite geöffneter und auseinandergebreiteter Därme sieht man vom Magen aus bis etwa zur Hälfte des Darmrohrs hin eine nicht sehr tiefe Rinne ziehen. Sie wird von drei Reihen auffallend großer Zellen gebildet.

In Fig. 1 habe ich die Rinne so dargestellt, wie sie auf einem durch den Anfang des Mitteldarmes senkrecht zur Körperachse des Tieres geführten Schnitt aussieht. Man erkennt hier die an der Bildung der Rinne beteiligten drei Zellen sofort an ihren riesigen Dimensionen; ihre gegenseitige Abgrenzung wird durch feine fädige Strukturen — die später zu besprechenden Stützfibrillen — deutlich gemacht. Die mittlere der drei Zellen, die den Grund der Rinne bildet, ist nicht ganz so hoch als die beiden seitlichen, übertrifft aber immerhin die Epithelzellen der ihr gegenüberliegenden ventralen Darmwand um das Doppelte. Die Oberfläche der Randzellen senkt sich in sanfter Linie auf das Niveau der übrigen Darmzellen herab, während die Einsenkung nach der Mittelzelle hin ganz unvermittelt vor sich geht.

Von der Fläche betrachtet, besteht die Rinne aus zwei parallelen Wülsten, die sich, je näher sie dem dritten Viertel des Darmrohres kommen, mehr und mehr abflachen, bis die die Wülste bildenden Zellen — wie auch die Mittelzelle — die Dimensionen der übrigen Zellen des Darmes angenommen haben.

Wenn Ide[19]) den Grund der Rinne bei Asellus aus zwei Zellen bestehen läßt, so befindet er sich in diesem Punkte im Irrtum. Ich wenigstens konnte an den unzähligen Schnitten, die mir im Laufe meiner Untersuchung zu Gesicht kamen, immer nur eine einzige Mittelzelle wahrnehmen. Im übrigen jedoch stimmt die Beschreibung, die er von der Dorsalrinne gibt, mit der meinigen überein.

Schönichen[38]) dagegen, der die Existenz einer Dorsalrinne bei Asellus in Abrede stellt, bezeichnet Ides Angabe als unrichtig. Der Autor habe sich durch ein »pathologisches Phänomen« irreführen lassen. Er habe, wie der von ihm abgebildete Querschnitt zeige, zwei durch Parasiten blasig vorgewölbte Zellen, die zufällig symmetrisch zu der dorsalen Medianlinie lagen, für die Ränder einer Rinne gehalten.

Von der Irrigkeit dieser Annahme wird sich wohl jeder überzeugen können, der Gelegenheit nimmt, Schnittserien von einigen Asseldärmen zu untersuchen. Übrigens gibt Schönichen von den Oniscoiden eine ziemlich eingehende Schilderung der Dorsalrinne, die im wesentlichen mit der Beschreibung anderer Untersucher übereinstimmt.

Die Aufgabe, die die geschilderte Struktur zu erfüllen hat, ist offenbar eine doppelte. Erstens dient sie zur Vergrößerung der sezernierenden Oberfläche, zweitens zur Ableitung des Lebersekrets, das sich an der Übergangsstelle vom Magen zum Darm in letzteren ergießt.

Lereboullet[23]) äußert sich in demselben Sinne: »Le seul usage probable de ces rigoles me paraît être de recevoir une portion de la bile pour la conduire jusque dans le milieu de l'intestin, afin que ce liquide se trouve réparti d'une manière plus uniforme dans toute l'étendue du ventricule chilifique«. Dagegen spricht Ide[19]) der »bande dorsale« die Bedeutung eines die resorbierende Oberfläche vergrößernden Organs zu. Mit ihm stimmt im wesentlichen Conklin[5]) überein, was schon aus dem Namen »Typhlosolis« hervorgeht, den er dem in Rede stehenden Gebilde beilegt. Auch Schönichen[38]) gelangt bezüglich der Dorsalrinne der Landasseln zu demselben Resultat, indem er die Möglichkeit einer teils sekretorischen, teils exkretorischen Funktion des »Rinnenapparats« in Erwägung zieht. Murlin[32]) endlich sagt: ». . . the infolding is for the purpose of increasing the absorbing surface«; aber auch ». . . Lereboullets view is the correct one, namely, that it is the primary purpose of this structure to distribute the secretion«.

Bei der histologischen Untersuchung des Asseldarms kann man an demselben vier Gewebsschichten unterscheiden. Sie ordnen sich, von außen nach innen, folgendermaßen: Muscularis, Tunica propria, Epithel und Cuticula (siehe Fig. 1).

Die Muscularis besteht aus Längs- und Ringmuskeln. Fig. 2 stellt die Anordnung derselben dar. Die Zeichnung wurde nach einem Totalpräparat (Boraxkarmin — Bleu-de-Lyonfärbung) bei schwacher Vergrößerung angefertigt. Die Längs- und Ringmuskeln kreuzen sich unter nahezu rechten Winkeln. Auf diese Weise entstehen Vierecke, die aber von unterschiedlicher Größe sind, da sich namentlich die Ringmuskeln nicht in gleichen Abständen folgen. Wie Fig. 3 zeigt (die ein einzelnes Viereck bei stärkerer Vergrößerung darstellt), liegen die Ringmuskeln zu unterst. Über sie ziehen die Längsmuskeln hin.

Längsmuskeln wie Ringmuskeln setzen sich aus einzelnen Fasern zusammen, die lose nebeneinander liegen; allerdings nicht so regelmäßig, wie ich es in Fig. 3 in etwas schematischer Weise angedeutet habe, immerhin aber so, daß das Bild der Fig. 2 zustande kommt.

Bemerkenswert ist ferner die Tatsache, daß die Ringmuskeln nur halb so stark sind als die Längsmuskeln. Mit anderen Worten: daß die Ringmuskelzüge aus 5 bis 6 Fasern bestehen, die Längsmuskelzüge aus 10 bis 12.

Die Querstreifung der Ringmuskulatur ist sehr deutlich aus Fig. 4 zu ersehen, die nach einem Querschnitt gezeichnet ist. Man erkennt hier die sog. Z-Streifen, die die einzelnen Inokommata (M. Heidenhain[11]) voneinander abgrenzen, wie auch die Differenzierung der fibrillären Masse der Inokommata in den mittleren anisotropen (dunkelschraffierten) und die beiden endständigen isotropen (hellen) Querstreifen.

Desgleichen sieht man hier und da Muskelkerne, wie das in Fig. 2 gezeigt ist. Sie erscheinen dann von den Fibrillen umsponnen.

Von der Anwesenheit von Muskelanastomosen, wie sie Ide[19]) für Oniscus beschreibt, konnte ich mich nicht mit Sicherheit überzeugen. So heißt es bei ihm von den Ringmuskeln S. 164) ». . . les fibres circulaires présentent . . . des lieus latéraux, des anastomoses réunissant entre elles les diverses bandes circulaires«. »Ces moyens d'union ne paraissent pas exister dans la région antérieure. Cependant là, comme dans la région moyenne, les diverses bandes sont reliées les unes dans les autres: il y existe une autre espèce de bras anastomotiques, représentés aussi dans la région moyenne. On pourrait appeler anastomoses terminales les premières, celles qui n'existent que dans la patte d'oie de la région moyenne, et anastomoses latérales celles dont nous allons dire un mot . . . Ces anastomoses latérales ne passent pas toujours d'une fibre donnée à la fibre immédiatement voisine. Ils sont souvent beaucoup plus longs que cela, et relient des fibres assez éloignées entre elles pour être séparées par trois ou quatre bandes musculaires.« Und weiter von den Längsmuskeln (S. 165): »Les fibres longitudinales présentent, aussi bien que les fibres circulaires, des anastomoses latérales . . . Certains d'entre eux sont de simples cordons minces, d'aspect chitineux, parfois striés et semblables aux terminaisons tendineuses. D'autres, au contraire, sont formés de protoplasme granuleux. On en voit qui sont entièrement musculaires ou, enfin, qui sont en partie musculaires et en partie protoplasmiques.«

An die Muskelschicht schließt sich die Tunica propria oder Basalmembran an. Das ist eine sehr dünne Membran, ohne besonderen strukturellen Charakter. Auffallend ist ihre leichte Färbbarkeit. Nach Angabe von Mc Murrich[31]) und Schönichen[38]) soll sie ein Ausscheidungsprodukt der Darmepithelzellen sein, eine Annahme, die durch die Kontinuität dieser Schicht gestützt wird.

Die Tunica propria gewinnt aber insofern noch an Interesse, als sie den unter dem Namen »Stützfibrillen« bekannt gewordenen Plasmastrukturen, die, das Epithel durchquerend, bis an die Cuticula herantreten, als Ausgangspunkt dient.

Die Cuticula (von manchen Autoren auch Tunica intima oder kurz Intima genannt), deren Beschreibung wir jetzt vorwegnehmen wollen, ist eine fast durchsichtige, im Vergleich zu der überaus dünnen Basalmembran immerhin recht derbe Chitinschicht, offenbar mit der Aufgabe, das zarte Epithel vor Verletzungen zu schützen. In Kalilauge gekocht, darauf nach tüchtigem Auswaschen in schwachem Alkohol etwa mit Bleu de Lyon gefärbt und dann in einem Wassertropfen unter das Mikroskop gebracht, gibt die Cuticula bei Anwendung sehr starker Systeme das in Fig. 5 dargestellte Bild. Man glaubt ein wunderbar feines Stickereimuster vor sich zu haben. Auf der durchaus homogenen Cuticula erheben sich in die darunter liegende Epithelschicht hinein kaum wahrnehmbar zarte Leistchen, die sich rechtwinklig schneiden und an ihrer Kreuzungsstelle winzige Höckerchen bilden. Bei hoher Objektiveinstellung erscheinen diese Höckerchen als kleine Lichtpunkte von rundem bis länglichem Querschnitt. Bei etwas tieferer Stellung des Objektivs werden die Pünktchen dunkler.

Das sollen vermutlich die von Schönichen[38]) entdeckten Poren sein, die auch Murlin[32]) gesehen haben will, von deren Durchbohrung ich mich aber keineswegs überzeugen konnte.

Huet[18]) sagt von der Cuticula: »Elle est parcourue par des gouttières longitudinales et transversales, se coupant à angles droits, limitant par conséquent des surfaces en forme de parallélogramme, dont la partie moyenne est bombée. Sa structure est très simple: elle est chitineuse, complètement amorphe, ... on n'y voit ni pores, ni solution de continuité d'aucune espèce.« Also genau derselbe Befund wie der meinige.

Auch Mc Murrich[31]) konnte keine Poren wahrnehmen. Doch unterscheidet sich seine Schilderung von der von Huet und mir gegebenen insofern, als er die Cuticula aus zwei Schichten bestehen läßt, »an external denser and more refractive layer, which stains deeply with Heidenhains haematoxylin, and a less dense inner layer, which rests on the surface of the epithelial

cells and remains unstained in preparations treated with the iron-lack haematoxylin.«

Alle drei Wochen etwa pflegt die Cuticula abgeworfen zu werden, was mit der Loslösung des abdominalen Teiles des Chitinpanzers zusammenfällt, der die Häutung des thorakalen Teiles vorausgeht.

Die Neubildung der Cuticula geht von den Zellen der ihr unmittelbar benachbarten Epithelschicht aus.

Um die hierbei sich abspielenden Vorgänge zu verstehen, ist es nötig, die Fig. 15, 10 a, 6, 7 und 23 der Reihe nach zu erläutern. In Fig. 15 habe ich eine Epithelzelle abgebildet von einem Tier, das soeben die Häutung überstanden hat. Distal die kräftig gefärbte junge Cuticula. Darunter das fein-retikuläre Protoplasma des Epithels, in der ganzen Zelle von gleichmäßigem Farbton. Weit anders das Bild in Fig. 10 a. Hier gewahrt man unter der Cuticula einen dunkleren Saum, herrührend von einer Unzahl feinster Granula. In Fig. 6 ist dieser Saum noch deutlicher differenziert: kleinere helle Bläschen, die eine undeutliche Masse zu enthalten scheinen und bei höherer Einstellung des Objektivs verschwinden, um, wie es den Anschein hat, einer zarten Strichelung Platz zu machen. Jedenfalls aber auch hier die ausgesprochen dunklere Färbung des Saumes im Vergleich zu der des übrigen Plasmas. In Fig. 7 zeigen sich die Bläschen bedeutend vergrößert, scharf konturiert und mit einem schwach sichtbaren Inhalt erfüllt; die Strichelung wenig deutlich mehr. Fig. 23 endlich läßt unter der alten derben Cuticula die ganz zarte neue erkennen; der dunkle Saum ist verschwunden.

Indem wir die vorstehenden Bilder betrachteten, haben wir zugleich die einzelnen Phasen der Entstehungsweise der Cuticula kennen gelernt.

Wie ich glaube, dürfte sich der Vorgang folgendermaßen abspielen. Kurz nach der Häutung treten unterhalb der Cuticula feinste Granula auf — Mikrosomen —, die rasch an Zahl und Größe (mithin auch an Färbbarkeit) zunehmen. In einem gewissen

Stadium beginnen sie sich allmählich zu verflüssigen, wobei es zur Bildung der oben beschriebenen Bläschen, besser: Becherchen, kommt, indem die Wand des Bläschens erhärtet oder wenigstens an Konsistenz gegenüber der inneren Flüssigkeit gewinnt. Von dieser Flüssigkeit wird meiner Ansicht nach später die Cuticula ausgeschieden. Ich möchte sie deshalb chitinogenes Sekret und die Bläschen chitinogene Sekretbecherchen nennen. Die Strichelung, von der ich bei Beschreibung der Fig. 6 und 7 sprach, mag wohl durch sehr schmale Sekretbecherchen vorgetäuscht werden. In dem Maße, wie die Verflüssigung der Mikrosomen fortschreitet, wächst natürlich der Umfang der Sekretbecherchen.

Zugleich mit der definitiven Fertigstellung der neuen Cuticula sind alle Mikrosomen und alle Sekretbecherchen verschwunden, so daß wir das Bild der Fig. 23 erhalten: die neue Cuticula unter der alten, die sich nächstens abheben wird. Was bis dahin noch mit der neuen Cuticula geschieht, ist möglicherweise ein Erhärtungsprozeß, verursacht durch eine Veränderung ihrer chemischen Beschaffenheit. Denn die junge, noch nicht in Funktion getretene Cuticula färbt sich — genau wie z. B. die Stützfibrillen — nur mit Plasmafarbstoffen, während ich immer beobachtet habe, daß die alte Cuticula gerade den Kernfarbstoff aufnimmt. Schließlich löst sich die letztere, und die neue Cuticula übernimmt die Funktion der alten.

Schönichen[38]) und Murlin[32]) haben ähnliches am Darm der Landasseln beobachtet. Der erstere spricht von einer unterhalb der Cuticula sich erstreckenden »Bälkchenzone«, die er mit den Stützfibrillen in Zusammenhang bringt. Nach seiner Meinung sind die »Bälkchen« als Endigungen der Stützfibrillen aufzufassen. Der letztere wählt für dieselbe Struktur den Ausdruck »Pallisade«. »I shall designate this zone of thickened fibres by the terme palisade, by which I would emphasize merely the parallel arrangement of the fibres at their ends.«

Wir kommen nunmehr zur wichtigsten Schicht, die zugleich die größte Ausdehnung in die Dicke erfährt, zur Epithelschicht.

In der Einleitung schon wurde hervorgehoben, daß sich ihre Kerne durch besondere Größe auszeichnen. Diese Tatsache tritt in auffallender Weise an der Stelle zutage, wo das Epithel des Kaumagens in das des Darmes übergeht. In Textfig. 1 habe ich drei verschiedene Kerne bei ein und derselben Vergrößerung (280/1) gezeichnet. Kern *a* gehört dem Magenepithel, *b* und *c* dem Darmepithel an. Dabei sind *a* und *b* demselben Schnitt entnommen, während *c* aus einer anderen Stelle des Darmes stammt. *b* ist eine Übergangsform von *a* zu *c*. Wie man sieht, übertrifft *c* Kern *b* etwa um das Doppelte, Kern *a* aber etwa um das Zwölffache.

Textfig. 1.

Fig. 8 und 9 sind nach Totalpräparaten bei ebenfalls 280 facher Vergrößerung angefertigt.

Die beiden letzten Abbildungen (Fig. 8 und 9) bringen übrigens noch eine andere Eigenschaft der Epithelkerne zur Anschauung. Die Fähigkeit nämlich ausgedehnter Gestaltsveränderung. Die Kerne der Fig. 8 sind von sehr regelmäßiger Form. Ihre Gestalt ist teils rund, teils länglichrund, im ganzen wenig verschieden von der Grundform des Kreises und der Ellipse. Wesentlich anders ist das Aussehen der Kerne in Figur 9. Bei ihrem Anblick wird man unwillkürlich an das Bild einer kriechenden Amöbe erinnert, da die Ähnlichkeit der mehr oder weniger stark ausgebildeten Kernfortsätze mit den Pseudopodien einer Amöbe ganz frappant ist, namentlich bei dem Kern rechts unten. Wie man ferner aus der Zeichnung ersieht, ist es nicht möglich, bei ein und derselben Objektiveinstellung von allen Punkten der Kernperipherie ein scharfes Bild zu erhalten. Vielmehr erscheinen einzelne Stellen sowohl der Umrißlinie des Kernes als auch der Kernsubstanz verschwommen. Aus dieser Tatsache läßt sich der Schluß ziehen, daß die Kerne des Asseldarmes in bezug auf die drei auf einander senkrecht stehenden Ebenen des Raumes von unregelmäßiger Gestalt sind.

Ich möchte schon jetzt darauf hinweisen, daß die soeben geschilderten Kernformen (die regelmäßigen wie die unregelmäßi-

gen) der Ausdruck sind für zwei verschiedene (und entgegengesetzte) funktionelle Zustände des Kernes selbst. Zwischen beiden Extremen gibt es natürlich noch mannigfache Übergänge, wie z. B. aus Fig. 13 (ebenfalls nach einem Totalpräparat, entworfen bei 152 facher Vergrößerung) zu ersehen ist, wo die ursprünglich ovale Kernform das eine Mal mehr in die Länge gezogen, das andere Mal mehr in die Breite gedrückt erscheint, hier und da mit pseudopodienähnlichen Fortsätzen versehen.

Daß es sich bei den verschiedenen Kernformen (den beiden Extremen also samt ihren Übergängen), wie ich noch zu zeigen haben werde, um verschiedene Funktionszustände des Kernes handelt, wurde von den Autoren nicht erkannt. Dagegen können wir in bezug auf die Frage der Gestaltsveränderung des Asseldarmkernes in der Literatur den mannigfachsten Meinungen begegnen. Die einen halten die unregelmäßigen Kernformen ohne Ausnahme für Kunstprodukte, während die anderen das natürliche Vorkommen jener Kernformen zwar nicht leugnen, hinsichtlich der Bedeutung derselben aber sehr verschiedener Ansicht sind.

Zu denjenigen Autoren, welche an den artifiziellen Charakter der unregelmäßigen Kernformen glauben, gehören van Bambeke[1]), Conklin[5]), Schönichen[38]), Murlin[32]).

van Bambeke gelang es, durch gewisse Manipulationen teilweise ganz absonderliche Kernbilder zu erhalten. »La méthode à suivre pour observer les déformations nucléaires«, sagt er, »est des plus simples: les organes ou les parties d'organes pris sur l'animal vivant sont rapidement dilacérés ou étalés, d'après les cas, et soummis à l'examen microscopique . . . Rien de fixe d'ailleurs à cet égard: chez certaines espèces, les Isopodes par exemple, des noyaux déformés se rencontrent, presque à coup sûr dans chaque préparation . . . Dans une même préparation un organe peut renfermer de nombreux noyaux déformés, alors que d'autres organes n'en présentent pas de traces. Ici, malgré toutes les précautions prises dans le but d'atténuer

l'action mécanique exercée sur les tissus, les noyaux déformés constituent la règle; ailleurs, nonobstant des manipulations brusques, des tiraillements en divers sens auxquelles les parties ont été soumises, les noyaux déformés sont rares ou absents.«

Ich muß zwar die von van Bambeke gemachte Erfahrung bestätigen, daß durch grobe mechanische Eingriffe eine Gestaltsveränderung der Kerne herbeigeführt werden kann, möchte aber nachdrücklich auf die von demselben Forscher beobachtete Tatsache hinweisen, daß die Kerne das eine Mal trotz vorsichtigster Behandlung ihre regelmäßige Gestalt eingebüßt hatten, während sie das andere Mal ungeachtet der recht rohen Manipulationen, die mit dem Darm vorgenommen wurden, ihr regelmäßiges Aussehen bewahrten.

Auch Conklin[5]) fand, daß ein Teil der Kerne nach Beschädigung der Darmwand oft bedeutende Gestaltsveränderungen aufwies. Verletzte er einen behutsam herauspräparierten, noch lebenden Darm mit Nadelstichen, so konnte er unter dem Mikroskop die beschädigte Stelle leicht daran erkennen, daß die Kerne in der Umgebung derselben mehr oder weniger unregelmäßig gestaltet waren.

Ebenso waren Schönichen[38]) solche unregelmäßige Kernformen aufgefallen. Für die manchmal an Kernen beobachteten Einschnürungen macht er die Kontraktion der Darmmuskulatur verantwortlich. Im übrigen will er »bei vorsichtiger Behandlung des Materials niemals derartige abnorme Kernfiguren« gesehen haben.

Murlin[32]) endlich glaubt, daß die unregelmäßigen Kernformen durch die beim ungleichmäßigen Eindringen der Fixierungsflüssigkeit in das tierische Gewebe entstehenden Strudel hervorgerufen würden. Seine Beweisführung stützt sich auf die von ihm beobachtete Tatsache, daß die Kernfortsätze dieselbe Richtung innehalten wie die eindringende Fixierungsflüssigkeit; mag dieselbe von der Cölomseite aus ihren Weg nehmen oder vom Darmlumen aus, in welch letzterem Falle die Fixierung durch Injektion per os geschah.

Obwohl ich mein gesamtes Material in der Weise fixierte, daß die Fixierungsflüssigkeit von der Cölomseite aus in die Gewebe eindringen mußte (also von außen nach innen), habe ich doch, wie die Fig. 12 und 34 veranschaulichen, auch solche Bilder erhalten, die beweisen, daß sich die Kernfortsätze sehr wohl der eindringenden Fixierungsflüssigkeit entgegenbewegen können, da die Kernfortsätze gerade nach der Cölomseite hin gerichtet sind. Mit anderen Worten also: daß die Bildung der Kernfortsätze nicht, wie Murlin meint, durch einen infolge ungleichmäßigen Eindringens der Fixierungsflüssigkeit entstandenen Strudel bedingt ist.

Diejenigen Autoren, welche von dem natürlichen Vorkommen der unregelmäßigen Kerne überzeugt sind, geben diesen die verschiedenste Deutung.

So sehen Carnoy[4]) und Ziegler und vom Rath[39]) in gewissen, wie sie meinen, charakteristischen Formen der unregelmäßigen Kerne Stadien einer sich vollziehenden amitotischen Kernteilung. Ich glaube, diese Ansicht dürfte (selbst wenn wir von der an sich doch etwas fragwürdigen Existenz der Amitose absähen), in Anbetracht des ziemlich häufigen und, wie sich noch zeigen wird, nicht ohne Grund mit der Nahrungsaufnahme in Zusammenhang stehenden Vorkommens jener als Amitosen gedeuteten Bilder keinen allzu hohen Anspruch auf Richtigkeit besitzen.

Ryder und Pennington[36]) vollends sind der (doch wohl nicht ganz ernst zu nehmenden) Meinung, daß es sich bei den unregelmäßigen Formen um Kerne handle, die (da allgemein den Kernen des Asseldarmes die Fähigkeit zukomme, von einer Zelle in die andere zu wandern), im Zustand ungeschlechtlicher Konjugation sich befänden.

Den Gedanken an eine derartige Kernverschmelzung weist Lee[22]) als absurd zurück. »C'est bien là une des plus curieuses perversités d'interprétation qu'on puisse s'imaginer.« Er deutet vielmehr die von Ryder und Pennington gegebenen Figuren als rückgebildete Spindeln (fuseaux en ré-

gression), ähnlich denen, die er bei der Spermatogenese von Helix gesehen habe.

Ich brauche wohl über diese sonderbare Kontroverse kein Wort zu verlieren.

Mc Murrich[31]) endlich meint — und dagegen ist nichts einzuwenden — sehr vorsichtig, daß es sich im Darmepithel der Isopoden handle um »nuclei capable of extensive alterations of shape«.

Nach meiner Meinung sind die verschiedenen oben beschriebenen Kernbilder nichts anderes als der Ausdruck verschiedener funktioneller Zustände des Kernes selbst. Und zwar haben wir zu unterscheiden zwischen einem Ruhestadium und einem Funktionsstadium. Das erstere würde durch die in Fig. 8 dargestellten ziemlich regelmäßigen Kerne zur Anschauung gebracht, dem letzteren entsprächen die in Fig. 9 abgebildeten unregelmäßigen Kerne. Ich füge hinzu, daß die Kerne der Fig. 8 von einem Tier stammen, das längere Zeit gehungert hat; die Kerne der Fig. 9 dagegen von einem Tier, das mitten in der Verdauung abgetötet wurde.

Um dem Einwand zuvorzukommen (den mir leicht einer von denen machen könnte, die in den geschilderten unregelmäßigen Kernformen Kunstprodukte sehen), es sei die unregelmäßige Gestalt der Kerne hervorgerufen etwa durch die Anwendung eines ungeeigneten Fixierungsmittels oder durch eine Nachlässigkeit oder Unvorsichtigkeit meinerseits bei der Herstellung der Präparate: so sei gleich hier gesagt, daß ich mich zum Fixieren der verschiedensten Reagentien bediente (wie Alkohol, Alkoholeisessig, Osmiumessigsäure, Pikrinessigsäure, Sublimat, Sublimateisessig, Bouin-, Mann-, Flemming-, Hermann-, Pereny-, Zenkersches Gemisch) und daß ich auf das Herauspräparieren des Darmes sowie auf dessen Fixierung die denkbar größte Sorgfalt verwendete. Immer aber hatte ich das ungefähr gleiche Ergebnis: bei Tieren, welche längere Zeit gehungert hatten, waren die Kerne regelmäßig oder wenigstens nahezu regelmäßig, während sie bei Tieren, die gefressen hatten, ein mehr oder weniger unregel-

mäßiges Aussehen besaßen. Selbstverständlich: so gut bei Futtertieren einmal ein regelmäßiger Kern vorkommt, ebensogut kann bei Hungertieren einmal ein unregelmäßiger Kern beobachtet werden. Im ganzen aber bleibt die Richtigkeit des Satzes bestehen: daß die regelmäßigen Kerne als in Ruhe befindlich anzusehen sind, die unregelmäßigen dagegen als in Funktion befindlich.

Wie sich später noch zeigen wird, sind die Einbuchtungen an den Kernen hauptsächlich bedingt durch gewisse Erscheinungen der Sekretion. Die Bedeutung der kleinsten pseudopodienartigen Fortsätze und Verästelungen aber kann ich nur darin sehen, daß durch sie eine Vergrößerung der Kernoberfläche bewirkt werden soll, was für die Aufnahme der Nahrung von besonderer Wichtigkeit zu sein scheint. So sagt Oskar Hertwig[16]) in seiner »Allgemeinen Biologie« (S. 281): »Der Kern ist auch bei der Nahrungsaufnahme der Zelle beteiligt. Außer in der Lage kann sich dies auch darin kundgeben, daß der Kern nach dem Ort der Abscheidung und der Stoffaufnahme seine Oberfläche durch Ausstrecken zahlreicher Fortsätze vergrößert«.

Zum Schluß noch zwei Zitate, die zeigen sollen, daß auch andere Untersucher des Isopodendarmes trotz aller Sorgfalt während der Präparation und trotz aller Vorsicht beim Fixieren neben den regelmäßigen Kernen auch unregelmäßige fanden, von welch letzteren sie überzeugt sind, daß sie in der lebenden Zelle vorkommen.

Mc Murrich[31]) sagt: »I have not attempted to distort the nuclei in any of my preparations, but on the other hand have been as careful as possible to avoid injuring the tissue, and I find that in different specimens, treated as nearly as possible with the same care, sometimes nearly all the nuclei are extensively deformed, and at other times none of the more pronounced deformities can be observed. I mention this fact in evidence of the supposition that many of van Bambekes deformed nuclei were not produced by the mechanical insults to which he subjected the tissue, but were already present in the living intestine«.

Und Maziarski[28]): »La manière de voir de Murlin nous paraît tout à fait injustifiée. Nous avons examiné une grande quantité de préparations pour nous rendre un compte exacte de ces images nucléaires si étranges. Nous-mêmes, nous avions pensé d'abord que les prolongements pseudopodiques des noyaux dépendent de la fixation et de la pénétration unilatérale du liquide fixateur d'une part, et d'autre part de la contraction de la couche musculaire et des éléments cellulaires eux-mêmes. Mais un examen plus attentif et des recherches plus approfondies, l'observation de toutes les précautions possibles pendant la fixation des pièces et la comparaison des images obtenues après les diverses fixations nous ont persuadé que les images observées correspondent aux états réels des cellules et des noyaux et qu'on ne peut pas les attribuer à une mauvaise fixation.«

Im Anschluß an die Schilderung der wechselreichen Gestalt des Kernes mag jetzt einiges über dessen Struktur gesagt werden.

Die Verteilung des Chromatins ist in den einzelnen Kernen nicht immer gleichmäßig: es gibt chromatinreiche und chromatinarme Kerne.

Bei den ersteren ist das Chromatin in Form von größeren und kleineren Brocken in solcher Menge vorhanden, daß von der inneren Struktur des Kernes fast nichts zu erkennen ist, wie das für die meisten der von mir abgebildeten Kerne zutrifft. So z. B. auch für den Kern der Fig. 10 b. Hier reiht sich ein Chromatinpartikelchen an das andere an. Die zwischen den einzelnen Partikelchen vorhandenen Lücken sind sehr klein und lassen nur undeutlich einzelne Fäden des Lininnetzes hervortreten, weshalb ich es unterlassen habe, die Lininfäden beim Zeichnen chromatinreicher Kerne anzudeuten.

Wesentlich anders ist das Bild der chromatinarmen Kerne. In Fig. 12 ist ein solcher Kern bei ziemlich starker Vergrößerung dargestellt. Von den pseudopodienartigen Fortsätzen an seinem proximalen Ende war bereits die Rede; sie interessieren

uns aber auch hier nicht. Was uns interessiert, ist vielmehr das ganz deutlich differenzierte Lininnetz. Von dem großen Nucleolus in der Mitte gehen strahlenartig sehr zarte Fäden aus, die vermittels zahlreicher Verbindungsstränge ein engmaschiges Netzwerk bilden; in den Knotenpunkten desselben sind gewöhnlich die Chromatinkörnchen gelagert, die bei dieser Art von Kernen in geringer Zahl auftreten.

Die Nukleolen sind in der Drei- und Mehrzahl (bis zu zwölf) vorhanden und liegen, wie die nach einem Totalpräparat entworfene Fig. 8 veranschaulicht, meist gruppenweise zusammen. Ihre Gestalt ist rund bis länglichrund, mitunter nicht ganz regelmäßig; doch zweifle ich, ob man aus der zuletzt erwähnten Tatsache auf die Fähigkeit einer amöboiden Gestaltsveränderung (»... paraît capable de déformations amiboïdes«) der Nukleolen schließen darf, wie es Huet[18]) tut. Von größerer Bedeutung dürfte indessen der Umstand sein, daß gelegentlich das Austreten eines Nucleolus vorkommt — wenn anders die von mir für Fig. 11 gegebene Deutung richtig ist. In dieser Figur habe ich nämlich einen Kern abgebildet, dessen proximaler Seite ein wie ein Nucleolus gestaltetes und gefärbtes Gebilde anliegt. Ein Bild übrigens, das ich bei Durchmusterung meiner Schnittserien mehr als einmal fand. Endlich möchte ich noch die Acidophilie der Nukleolen erwähnen, die ich auf einem mit Delafields Hämatoxylin und Säurefuchsin gefärbten Schnittpräparat sehr hübsch zur Anschauung bringen konnte. Hier zeigte sich der Nucleolus tiefrot gefärbt, während das Chromatin den ins Blauviolette spielenden Farbton des Hämatoxylins angenommen hatte.

Über die Kernmembran kann ich nichts anderes aussagen, als daß sie unendlich dünn ist; mit welcher Eigenschaft es wohl auch zusammenhängt, daß der Kern in so hohem Maße seine Gestalt zu ändern vermag. Ob die Membran bei manchen Kernen stellenweise fehlen kann, wie das Conklin[5]) Prenant[34]) und Maziarski[28]),[29]) mit großer Bestimmtheit behaupten, möchte ich vorsichtigerweise dahingestellt sein lassen. Die Gründe für meine Bedenken mögen aus den in Fig. 10 a

und 10 b dargestellten Verhältnissen hervorgehen. Wie man sieht, ist die distale, dem Darmlumen zugekehrte Seite des Kerns in Fig. 10 a ohne Membran. Dagegen weist die distale Seite desjenigen Kerns, der dem unmittelbar folgenden, ebenfalls 5 μ dicken, Schnitte angehört und den Fig. 10 b wiedergibt, eine sehr deutliche Membran auf. Ich glaube, das Fehlen der Membran in Fig. 10 a läßt sich ziemlich ungezwungen in der Weise erklären, daß man annimmt, die Kernmembran habe in der Richtung des Schnittes eine kleine Falte gebildet und sei so der Länge nach getroffen worden.

Die im vorhergehenden geschilderten Befunde dürften so ziemlich das Wichtigste dessen berührt haben, was sich über den Kern des Asseldarmes sagen läßt.

Wir gehen nunmehr zur Betrachtung des Protoplasmas über. Hier hat uns zunächst die Frage zu beschäftigen, in welcher Weise die einzelnen Zellterritorien gegeneinander abgegrenzt sind.

In Fig. 13 habe ich einen schwach vergrößerten optischen Längsschnitt durch mehrere Darmzellen eines ausgewachsenen Tieres in einer halbschematischen Zeichnung dargestellt. Die Zellen sind von ungefähr rhomboider Gestalt und scheinen keine Zellmembran zu besitzen. An deren Stelle gewahrt man einen die Zelle ringsum begrenzenden Saum zarter fibrillärer Gebilde.

Diese Gebilde sind, wie ich noch zu zeigen haben werde, nichts anderes als die optischen Längsschnitte der schon öfters erwähnten Stützfibrillen, die an der Peripherie der Zelle ziemlich gedrängt stehen. Sie sind übrigens nicht so deutlich auf meinen Totalpräparaten zu erkennen, wie das vielleicht nach Fig. 13 erscheinen mag, namentlich nicht in den Zellen von jüngeren Tieren. Immerhin aber ist uns durch die Stützfibrillen ein Mittel in die Hand gegeben, die einzelnen Zellen voneinander zu unterscheiden; ein Mittel, das für mich um so willkommener war, als es mir nicht gelang, scharfe Zellgrenzen nachzuweisen, so sehr ich mich auch bemühte, dies auf färberischem Wege zu erreichen. Ebenso erfolglos waren meine Versuche, die Zellen durch Mazeration zu isolieren.

Trotzdem trage ich Bedenken, der Ansicht Mc Murrichs[31]), Schönichens[38]) und Murlins[32]) beizustimmen, die vom Asseldarm behaupten, daß er ein Syncytium sei. Ich tue es deshalb, weil die Zellen des Asseldarmes vermittelst der Stützfibrillen in sehr wirksamer Weise voneinander abgegrenzt sind, und weil durch die Erfolglosigkeit meiner Bemühungen mir noch nicht der Beweis erbracht zu sein scheint, daß es im Asseldarm keine Zellgrenzen gibt. Ich glaube vielmehr, daß Conklin[5]) mit seiner Behauptung: »the parietal walls (der Zelle nämlich) are so thin, that they cannot be distinguished« das einzig Richtige getroffen hat, und möchte meine Meinung folgendermaßen aussprechen: der Asseldarm ist zusammengesetzt aus Zellen, die in so inniger Verbindung miteinander stehen, daß sie weder durch Mazeration isoliert noch ihre Membranen mit Hilfe irgendeiner Färbemethode sichtbar gemacht werden können.

Indessen wurde vorhin schon gesagt, welch einfaches Mittel wir in den Stützfibrillen besitzen, um die Ausdehnung der einzelnen Zellterritorien festzustellen. Mit diesen Stützfibrillen wollen wir uns jetzt etwas eingehender beschäftigen.

Für ihr Studium sind besonders Querschnitte geeignet. Zur Erläuterung wähle ich zunächst den in Fig. 10 b abgebildeten Querschnitt. Beiderseits vom Kern sieht man hier schön gefärbte fädige Strukturen die Zelle durchsetzen. Es sind die Stützfibrillen, so genannt, weil sie infolge ihrer besonderen Beschaffenheit ein für statische und mechanische Beanspruchungen geeignetes Gerüstwerk bilden, für das M. Heidenhain[13]) die Bezeichnung »Tonofibrillen« vorgeschlagen hat. Die Stützfibrillen beginnen an der Tunica propria und erheben sich in gerader, häufig auch geschlängelter Richtung (wie das in Fig. 6 sehr hübsch zu sehen ist) zur Cuticula. In deren Nähe scheinen sie mittels sehr feiner Ausläufer zu endigen, die man freilich nur schwer mit Eisenhämatoxylin sichtbar machen kann. Aber auch dann ist über ihre Details noch kein befriedigender Aufschluß zu erlangen, weshalb ich mich entschlossen habe, in meinen Zeichnungen die Stützfibrillen in einiger Entfernung von der Cuticula im Proto-

plasma endigen zu lassen, obwohl ich davon überzeugt bin, daß sie bis dicht an die Cuticula herantreten, ohne indessen mit dieser verwachsen zu sein. Denn sonst würde es sich nicht so oft ereignen, daß die Cuticula beim Schneiden durch das Messer losgerissen wird, wie es zufällig der in Fig. 32 abgebildete Querschnitt zeigt.

Die Stützfibrillen sind auch weder ganz noch teilweise chitinisiert, wie es einerseits Huet[18]), anderseits Mc Murrich[31]) und Schönichen[38]) annehmen. Denn, wie ich mich durch den Versuch überzeugte, werden die Stützfibrillen durch Kalilauge in kurzer Zeit zerstört.

In einem der letzten Abschnitte hatte ich bereits erwähnt, daß die Stützfibrillen dort, wo man das Vorhandensein einer Zellmembran erwarten sollte, ziemlich gedrängt stehen. Dieser Angabe möchte ich noch die Tatsache hinzufügen, daß die Stützfibrillen an der erwähnten Stelle im ganzen kräftiger ausgebildet sind als anderwärts. Fig. 14 zeigt dies ganz deutlich. Die die Mitte der Zelle durchsetzenden und den Kern scheinbar durchwachsenden Stützfibrillen sind in der Zeichnung beinahe noch zu kräftig herausgekommen; aber auch so noch erscheinen sie schwächer als die seitenständigen Stützfibrillen. Es muß indessen gesagt werden, daß sich diese Unterschiede (namentlich in denjenigen Zellen, die nicht der Dorsalrinne angehören) verwischen können, wie aus den Fig. 1, 6, 7, 36 und 37 zur Genüge hervorgeht, wo die Stützfibrillen gleichmäßig entwickelt sind.

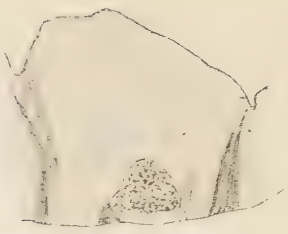
Natürlich, wo solche und ähnliche Bilder vorkommen, ist unsere Methode, mit Hilfe der Stützfibrillen die gegenseitige Abgrenzung der verschiedenen Zellen untereinander zu erkennen, nicht anzuwenden. Wir sind dann auf das Vorhandensein gewisser Reihen von Furchen angewiesen, die die Innenseite des Darmes der Länge nach durchziehen und die auch auf der Außenseite desselben nicht vermißt werden. Wie ich glaube, werden diese Furchen durch die Kontraktion der Muskulatur hervorgerufen. Daß sie gerade mit den Zellgrenzen zusammenfallen, ist eine Tatsache, deren Zustandekommen ich mir so erkläre, daß die

durch die Längs- und Ringmuskeln gebildeten Vierecke ungefähr den Grenzen der einzelnen Zellen entsprechen; eine Tatsache, die durch die Fig. 14, 15 und 18 zur Anschauung gebracht wird.

Interessant ist auch das Verhältnis des Kernes zu jenen Stützfibrillen. Manchmal hat es den Anschein, als inserierten am Kern überaus zarte Fibrillen, wie man es z. B. in Fig. 30 sieht oder in Fig. 33, wo auf den ersten Blick der Eindruck erweckt wird, als sei der Kern vermittelst zahlreicher Fäden an der Cuticula aufgehängt. In anderen Fällen kann man beobachten, daß sich der Kern mit seinen pseudopodienartigen Fortsätzen durch das Fibrillengehege hindurchwindet, wie ich es in Fig. 14 darzustellen versucht habe. Was man hier vom Kerne sieht, sind Teile ebensolcher Fortsätze. Das Fehlen der Kernmembran darf nach der oben gegebenen Erklärung nicht weiter irritieren. In Fig. 6 sehen wir den Kern geradezu umsponnen von Stützfibrillen, und auch sonst treten jene Strukturen sehr nahe an den Kern heran. Ich weise nur auf die Fig. 10 b, 33, 35 und 37 hin. Noch besser werden diese Verhältnisse aus den dem Text beigegebenen Fig. 2 bis 8 zu ersehen sein. Die sieben Zeichnungen entsprechen den sieben aufeinanderfolgenden Schnitten eines Darmpräparates. In allen diesen Abbildungen sieht man ganz deutlich, daß der Kern auf beiden Seiten von Stützfibrillen umgeben ist; daß ferner diese Fibrillen ihn derart umklammern, daß sie sogar, wie wir bereits oben hörten, die durch die pseudopodienartigen Kernfortsätze gebildeten Lücken durchsetzen, was Textfig. 5 und 6 veranschaulichen. Aus dem Angeführten ist also zu erkennen, daß die Stützfibrillen dem Kern als Stützpunkt dienen, daß sie (um mich eines Ausdruckes von Schönichen[38]) zu bedienen) gleichsam einen »Käfig« bilden für den Kern.

Daß den Stützfibrillen eine gewisse Elastizität zukommt, dafür scheint mir die Tatsache zu sprechen, daß man mitunter Fibrillen antrifft, die korkzieherartig gewunden sind. Auch sieht man in fast allen meinen Zeichnungen (so besonders deutlich in Fig. 6, 7, 29 und den Textfig. 2 bis 8) die Stützfibrillen mehr oder weniger stark geschlängelt. Diese Schlängelung wird, wie ich glaube,

Textfig. 2.



Textfig. 3.

Textfig. 4.

Textfig. 5.

Textfig. 6.

Textfig. 7.

Textfig. 8.

durch die Kontraktion der Ringmuskeln verursacht: indem sich diese zusammenziehen, wird die Dicke der Epithelschicht verringert, was zur Folge hat, daß sich die Stützfibrillen schlängeln.

Die Elastizität der Stützfibrillen wird übrigens auch von Conklin[5]) und Murlin[32]) hervorgehoben, und Gurwitsch[11]) sagt in seiner Morphologie und Biologie der Zelle: »Der notwendigen Verknüpfung der hochgradigen Plastizität mit der Elastizität, welche die Deformationen (Längsdehnungen) in kurzer Zeit zurückgehen läßt, kann ... in sehr ungezwungener Weise durch das Gerüstsystem von ziemlich zugfesten, aber durchaus nicht starren Fasern entsprochen werden. Von besonderer Wichtigkeit sind hier die Befunde von abwechselnd geschlängeltem und gestrecktem Verlauf der Fasern, da man aus ihnen mit Bestimmtheit ableiten kann, daß die Elastizität der Zellen den Eigenschaften ihres Zelleibes (dem Abrundungsbestreben des halbflüssigen Plasmas), die Zugfestigkeit dagegen den Fasern zuzuschreiben ist.«

Die von Mc Murrich[31]) erwähnte Zerbrechlichkeit der Stützfibrillen dürfte, wie auch Murlin[32]) glaubt, auf die energische Einwirkung der beim Einbetten des Objektes gebrauchten Reagentien zurückzuführen sein; mir selbst ist wenigstens nie die Zerbrechlichkeit der Stützfibrillen aufgefallen.

Über die Art und Weise ihrer Entstehung kann ich bloß eine Vermutung äußern, da bei den jüngsten der von mir untersuchten Tiere, die ein Alter von nur wenigen Tagen hatten, die Stützfibrillen bereits vorhanden waren. Ich denke mir (wie es auch Ide[19]) tut) die Stützfibrillen entstanden durch Verdichtung des Protoplasmas.

Endlich möchte ich noch zu einer Behauptung Prenants[35]) Stellung nehmen. In seiner Arbeit »Sur le protoplasme supérieur« sagt er nämlich, S. 431: »Sont-ce des formations d'ergastoplasme ou toute autre chose que ces fibres décrits par plusieurs auteurs: Leydig[25]), Huet[18]), Ide[19]), Mc Murrich[31]), qui traversent le protoplasme des cellules de l'intestin moyen chez les Isopodes, allant de la membrane basale à la cuticule?

La question est en tout cas discutée. Si Huet en a fait des prolongements intracellulaires de la cuticule, si Mc Murrich les considère comme des fibres de soutien, dépendant de la membrane basale, Idey voit ‚des portions fortifiées du réticulum général, des séries de trabécules placées bout à bout et fortement épaissies'. Si nous ajoutons que Mc Murrich a réussi à les colorer électivement par l'hématoxyline ferrique, nous aurons pour ces fibres deux des caractères les plus importants du protoplasme supérieur: la coloration et surtout la continuité avec le protoplasme ordinaire.«

So wenig ich einerseits die Möglichkeit leugnen will, daß gewisse fädige in der Nähe der Basalmembran gelegentlich vorkommende Strukturen eine Art »protoplasme supérieur« darstellen, so sehr muß ich anderseits den Vermutungen widersprechen, die Prenant über das Wesen der Stützfibrillen geäußert hat. Denn jene hervorragenden Merkmale des »protoplasme supérieur«, die er in den Stützfibrillen wiederzuerkennen glaubt, lassen sich meiner Meinung nach viel ungezwungener so erklären: die Färbbarkeit der Fibrillen durch ihre größere Konsistenz gegenüber dem »protoplasme ordinaire«; die Kontinuität der Fibrillen durch die Art und Weise ihrer Entstehung, nämlich aus verdichtetem Protoplasma. Die Bedeutung der Fibrillen liegt also nicht (wie mir aus dem Zusammenhang des Prenantschen Zitates hervorzugehen scheint) in einer Tätigkeit, die die »élaboration de produits cellulaires variés« zur Aufgabe hat, sondern sie ist vielmehr auf physikalischem Gebiet zu suchen, insofern als die Fibrillen ein für statische und mechanische Beanspruchungen geeignetes Gerüstwerk sind — »Tonofibrillen«, nach M. Heidenhains[13]) Terminologie.

Bezüglich der Protoplasmastruktur des Asseldarmes sind die Meinungen der Autoren sehr verschieden. Leydig[25]) spricht von einer »dicken granulären Zone, welche radiärstreifig erscheint«; in einer späteren Arbeit[26]) beschreibt er vom Isopodendarm ein »fädiges Balkenwerk, dessen einzelne Säulchen außerdem nicht glattrandig sind, sondern seitliche Zacken haben,

durch deren gegenseitige Verbindungen ein zartes netziges Wesen zwischen ihnen entsteht«. Ide[19]) gibt im wesentlichen dieselbe Beschreibung. Von Mc Murrich[31]) hören wir: »The cytoplasm in young specimens has a uniforme finely reticulated structure, but this is replaced in the adult by a much less uniforme arrangement«. Conklin[5]) spricht von einem »cytoreticulum«, das sich unter gewissen Umständen in den Kern fortsetze. Prenant[34]) und Schönichen[38]) bestätigen diesen Befund, und Hardy[12]) zeichnet grob schematische Netzwerke in die Darmzellen von Oniscus, die indessen nicht ganz dem wirklichen Zustand entsprechen dürften. Maziarski[28]) sagt von der Protoplasmastruktur mariner parasitischer Isopoden: »Elle se montre toujours la même après toutes les fixations dont nous nous sommes servis dans nos recherches — elle est fibrillo-granuleuse. De la base de la cellule pénètrent dans le corps cellulaire des fibrilles épaisses dont le trajet est assez variable, tantôt droit, tantôt oblique . . . Dans les autres parties de la cellule, les fibrilles protoplasmiques fines et délicates forment un réseau effacé, dont les mailles sont remplies par des grains protoplasmiques qui se colorent beaucoup plus fortement que les travées du réseau; c'est pourquoi le protoplasme montre un aspect plutôt finement granuleux que fibrillaire«.

Murlin[32]) dagegen schließt sich auf Grund seiner Befunde der Wabentheorie Bütschlis[3]) an. Ich kann dieser Auffassung Murlins nicht beistimmen. Wie ich in Fig. 15 darzustellen versuchte, halte ich die Protoplasmastruktur des Asseldarmes für eine Struktur im Sinne der Gerüsttheorie von Frommann[10]), Heitzmann[15]), Klein[21]), Leydig[27]), Schmitz[37]) u. a.: das Protoplasma erscheint hier in der Form eines engmaschigen Netzwerkes, durch und durch erfüllt mit feinsten infolge der Fixierung ausgefällten Granulis.

Wir wollen nunmehr an das Studium einer sehr merkwürdigen Erscheinung herantreten, die einem häufig bei der Untersuchung des Darmes begegnet: sowohl von Tieren, die gehungert als auch von solchen, die gefressen haben. Was ich meine, sind länglich-

runde, von einem hellen Hof umgebene Körper. Da sie fast immer in der Nähe des Kernes vorkommen, will ich sie »paranukleäre« Körper nennen, eine Bezeichnung, die der Arbeit von Eberth und Müller[6]) über das Pankreas der Amphibien entnommen ist. In Fig. 16 habe ich einen solchen paranukleären Körper abgebildet. Die Zeichnung ist nach einem Totalpräparat bei 280 facher Vergrößerung entworfen. Ganz undeutlich erscheint neben dem paranukleären Körper die Gestalt der unregelmäßigen Kerne. Das kommt daher, weil der paranukleäre Körper tiefer liegt als die Kerne des Epithels: tiefer in dem Sinne, daß er mehr nach dem Lumen zu liegt. In Fig. 24, einem Querschnitt, ist dies auch ganz deutlich zu sehen. Hier befindet sich der paranukleäre Körper ganz nahe an der Cuticula, während der Kern der Basalmembran anliegt. In Fig. 18, ebenfalls einem Querschnitt, liegt der paranukleäre Körper über dem Kern. Dabei bezeichne ich mit »oben« die Cölomseite des Darmes. In dem durch Fig. 23 dargestellten Querschnitt befindet sich der paranukleäre Körper neben dem Kern.

Der paranukleäre Körper ist nicht immer von regelmäßiger Gestalt. Seine Oberfläche weist mitunter mehr oder weniger tiefe Dellen auf, wie man aus dem in Fig. 17 gezeichneten Querschnitt erkennt; der paranukleäre Körper gleicht hier einigermaßen einem Hammer mit Stiel.

Der in Rede stehende Körper ist ferner ausgezeichnet durch ein starkes Lichtbrechungsvermögen. Infolge dieser Eigenschaft ist er leicht im lebenden Darm zu erkennen.

Gewöhnlich nimmt er bei Doppelfärbung des Präparats den plasmatischen Farbstoff an. Der in Fig. 16 gezeichnete Querschnitt wurde mit Boraxkarmin-Pikrinsäure tingiert: der paranukleäre Körper färbte sich tief gelb. Auf dem Querschnitt, den Fig. 17 darstellt, hat er die blaßgrüne Farbe des Pikroindigokarmins angenommen, zeigt aber am Rand eine schmale Zone, die sich mit Safranin gefärbt hat. Auf dem durch Fig. 18 wiedergegebenen Querschnitt ist fast der ganze paranukleäre Körper rot tingiert; auf demjenigen der Fig. 25a hat er das Eisenhäma-

toxylin angenommen, auf demjenigen der Fig. 25b das Säurefuchsin. Die Art und Weise, wie sich der paranukleäre Körper färbt, scheint mir von seiner chemischen Natur abhängig zu sein.

Die Frage nach der Bedeutung der paranukleären Körper ist nicht so leicht zu beantworten. Sind es Exkretstoffe oder sind es Sekretstoffe, die wir hier vor uns haben? An beide Möglichkeiten wurde gedacht. Liegen uns doch von anderen Autoren in diesem Sinne ausgesprochene Vermutungen vor.

So sagt Ide[19]) vom Mitteldarm des Asellus: »Seulement on trouve presque constamment entre le noyau et la surface libre et bombée de la cellule une énorme boule d'une substance assez homogène. Nous croyons que cette boule correspond aux petites vacuoles de l'Oniscus et est, en dernière analyse, un produit de sécrétion«. Weiter Conklin[5]): »Between the nucleus and lumen the cytoplasm is unusually dense and immediately outside of the nucleus it is massed into a dense darkly-stained substance«. Desgleichen berichtet Mc Murrich[31]) von Oniscus und Porcellio: »Occasionally one or two large spherical granules which stain a deep-red color with the Biondi-Ehrlich stain are to be found in some of the cells, and are probably metabolic products«. Schönichen[38]) bildet auf einem Querschnitt durch den Darm von Asellus (l. c. Taf. VI, Fig. 11) solche paranukleäre Körper ab, ohne indessen im Text ihrer Erwähnung zu tun. In der Beschreibung vom Decapodendarm findet sich bei Frenzel[8]) folgende Stelle: »Im Innern der Epithelzellen sieht man meist nur die Zellsubstanz und den Kern; ein bestimmt geformtes Sekret wird nur selten und in undeutlicher Weise bemerkt. So sieht man häufig bei Scyllaris im mittleren und oberen Teile der Zelle je ein homogenes Klümpchen von rundlicher Form, das von einem helleren Hof umgeben ist, und oft ist dieser nur allein als Vakuole vorhanden«.

Die angeführten Autoren sind also fast alle der Meinung, daß es sich in den beschriebenen Formen um Dinge handle, die mit der Sekretion zusammenhingen. Auch mir wollte es anfäng-

lich so scheinen, wenn mir auch bisweilen der Gedanke kam, die paranukleären Körper könnten Exkretionsprodukte sein. Erfahrungen jedoch verschiedener Art, die ich in der Folgezeit machte, waren geeignet, mir eine wesentlich andere Auffassung von diesen eigenartigen Verhältnissen beizubringen.

Das war auf der einen Seite das gänzlich negative Resultat meiner mikrochemischen Untersuchung. Weder mit Ammoniak, Schwefel-, Salz- und Salpetersäure noch mit verdünnter Kalilauge war eine sichtbare Reaktion an den paranukleären Körpern zu erzielen. An Sekret- oder Exkretstoffe konnte unter diesen Umständen also kaum gedacht werden.

Bliebe noch zu erweisen, ob wir es hier etwa mit resorbierter Nahrung zu tun hätten. Ich versuchte die von A. Fischer[7]) angegebene Reaktion auf Osmiumalbumose. Das Verfahren gestaltet sich folgendermaßen: Man behandelt die mit einer osmiumhaltigen Flüssigkeit fixierten Schnitte fünf bis zehn Minuten lang mit einer 1 proz. Kaliumpermanganatlösung, der vielleicht auf 10 ccm ein Tropfen konzentrierter Salzsäure zugesetzt wird. Nach dem Abspülen mit Wasser läßt sich die tief goldgelb gewordene Osmiumalbumose mittels 1 proz. Oxalsäure nach einiger Zeit entfernen, worauf eine abermalige Abspülung der Schnitte mit heißem Wasser erfolgt. »Verfolgt man«, sagt Fischer, »die Wirkung schrittweise unter dem Mikroskop, so wird man sehen, daß nach der Oxydationswirkung des salzsauren Permanganats die rauchgraue Osmiumfarbe der Granula verschwunden, während ihre Form noch ganz unverändert ist. Läßt man nun unter dem Mikroskop zu den goldgelben Granulis die entfärbende Oxalsäure zufließen, so wird ebenfalls keine Lösung zunächst eintreten, nur Entfärbung. Setzt man aber die Oxalsäurebehandlung längere Zeit fort, so beginnen die Granula schaumig-vakuolig sich aufzublähen als Zeichen der beginnenden Lösung, die man durch heißes Wasser beschleunigen kann«.

Die Reaktion auf Osmiumalbumose blieb aus. Ebenso erfolglos waren meine Bemühungen, mit Hilfe des Millonschen Reagenses eine sichtbare Wirkung zu erzielen. Auf grund

dieser negativen Befunde ist wohl anzunehmen, daß wir es in den paranukleären Körpern weder mit Sekretstoffen noch mit Exkretstoffen zu tun haben; das letztere auch aus dem Grunde, weil, wie bereits erwähnt, die paranukleären Körper auch in den Därmen von Hungertieren gefunden werden.

Bilder wie der in Fig. 23 dargestellte Querschnitt haben mich schließlich zu einer Deutung veranlaßt, die ich für sehr wahrscheinlich halte. In Fig. 23 sehen wir einen Kern, der eine Vakuole mit Binnenkörper enthält. Dieser Binnenkörper ist ebenso stark lichtbrechend und ebenso gefärbt wie der dem Kern anliegende paranukleäre Körper. Diese Tatsache ließ mich vermuten, der paranukleäre Körper könne aus dem Kern ausgestoßen sein, nachdem er als Binnenkörper in der Vakuole eine gewisse Größe erreicht hatte.

Fig. 19 ist nach einem Totalpräparat entworfen. Auch hier ist die Vakuole mit dem Binnenkörper sehr deutlich zu erkennen. Um zu zeigen, daß sich die Vakuole tatsächlich im Innern des Kernes befindet und nicht etwa als eine zufällig im Kern vorhandene Lücke angesprochen werden kann, in der das Protoplasma zu sehen ist, und im Plasma dann etwa der ebenfalls zufällig dort liegende stark lichtbrechende »Binnenkörper«, habe ich in den Fig. 21 a und 21 b zwei aufeinander folgende Schnitte zur Darstellung gebracht. In Fig. 21 a ist noch nichts von einer Vakuole zu sehen. Gleich im nächsten Schnitt befindet sich, wie Fig. 21 b zeigt, eine fast den ganzen Kern einnehmende Vakuole mit ziemlich großem Binnenkörper. Auch der in Fig. 22 abgebildete Kern besitzt eine ansehnliche Vakuole mit ziemlich großem Binnenkörper. Die Fig. 22 und 23 wurden bei derselben Vergrößerung (630/1) angefertigt. Durch ihren Vergleich schon kann man sich von dem bedeutenden Umfang der Vakuole in Fig. 22 eine Vorstellung machen.

Bevor ich meine Ansicht über die Entstehung und das weitere Schicksal der paranukleären Körper im Zusammenhang vortrage, möchte ich kurz noch einiges in bezug auf die Fig. 24 bis 27 sagen.

Der in Fig. 24 gezeichnete paranukleäre Körper ist stark vakuolisiert: eine Vakuole liegt neben der anderen. Man könnte den paranukleären Körper mit dem Bilde etwa eines Insektenauges vergleichen. Die Fig. 25 a und 25 b (entworfen bei 1260 facher Vergrößerung) zeigen zwei verschiedene Stadien der Vakuolisation. In Fig. 25 a das Stadium beginnender Vakuolisation: drei kleine Vakuolen nebeneinander. In Fig. 25 b das Stadium weiter fortgeschrittener Vakuolisation: zahlreiche große Vakuolen im ganzen paranukleären Körper verteilt. Auch an dem in Fig. 16 nach einem Totalpräparat gezeichneten paranukleären Körper ist die Vakuolisation desselben zu erkennen.

Die Fig. 26 und 27 müssen etwas eingehender besprochen werden. Die hier abgebildeten Verhältnisse sind mir nur ein einziges Mal zu Gesicht gekommen. Deshalb ist das, was sich über diese Bilder aussagen läßt, mit einiger Vorsicht aufzunehmen. Ich will noch bemerken, daß die in den Fig. 26 und 27 dargestellten Querschnitte zwei verschiedenen Därmen, beidesmal von Futtertieren, entnommen sind. In Fig. 26 sehen wir ein von einer Vakuole eingeschlossenes, stark lichtbrechendes Gebilde, ganz von dem Aussehen eines paranukleären Körpers. Dieses Gebilde ist, wie ich glaube, aus dem infolge Vakuolisation zerbröckelten paranukleären Körper hervorgegangen: es ist — wenn meine Vermutung richtig ist — ein Stück des paranukleären Körpers selbst. Um dasselbe herum befinden sich mit Safranin gefärbte kernähnliche Zelleinschlüsse. Ich halte sie für phagocytäre Elemente, betraut mit der Aufgabe, das paranukleäre Reststück zu beseitigen. Fig. 27 deutet auf das Eindringen dieser Phagocyten hin. Einer von ihnen hat bereits die Muskelschicht durchquert. Leider konnte ich den Ursprung der Phagocyten nicht ermitteln, weil sie nur in den beiden eben geschilderten Fällen zur Beobachtung kamen.

Über Entstehung und Schicksal der paranukleären Körper läßt sich auf Grund meiner Bilder folgendes sagen.

Im Innern der Zelle bildet sich eine Vakuole (Fig. 20). In dieser entsteht der oben beschriebene Binnenkörper (Fig. 21 b,

22, 23), der (ähnlich vielleicht wie ein Kristall in der Mutterlauge) allmählich heranwächst. Schließlich wird der Binnenkörper aus dem Kern gestoßen — eine Annahme freilich, für die ich wegen des Fehlens entsprechender Bilder den Beweis schuldig bleiben muß, die aber durch den Vergleich des in Fig. 23 dargestellten Binnenkörpers mit dem paranukleären Körper derselben Figur, wie ich oben zu zeigen versuchte, einigermaßen gestützt wird. Einmal ausgetreten, unterliegt der Binnenkörper — oder wie wir ihn jetzt nennen: paranukleäre Körper — chemischen Umwandlungen, die sich in der bereits erwähnten Metachromasie (Fig. 17, 18) kundgeben und die schließlich zu seiner Vakuolisierung (Fig. 25 a und 25 b, 24) führen. Die vollständige Vakuolisation des paranukleären Körpers hat endlich zur Folge, daß dieser in einzelne Stücke zerfällt, die dann durch Phagocyten beseitigt werden (Fig. 26).

Nach meiner Meinung haben wir in den paranukleären Körpern Zerfallprodukte des Kernes zu erblicken. Die meisten einen Binnenkörper enthaltenden Kerne (so auch der in Fig. 21 b abgebildete) machen bereits einen degenerierten Eindruck. Die Färbbarkeit des Chromatins hat nachgelassen, dagegen ist der Kernsaft oft in ungewöhnlicher Weise gefärbt. Solche und ähnliche Bilder von Kerndegeneration werden ziemlich häufig angetroffen. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß der Kern wiederholt einen Binnenkörper ausstößt, bevor er der vollständigen Degeneration anheimfällt. Wir können die Bildung und Ausstoßung der Binnenkörper betrachten vielleicht als eine Art von Selbstregulierung des Kerns, durch die er wohl die Degeneration aufhalten, sie aber keineswegs verhindern kann. Jedenfalls ist die Bildung des Binnenkörpers der erste Schritt zur Kerndegeneration. Die inneren Ursachen für dieselbe stehen möglicherweise mit der Sekretion in Zusammenhang, insofern als der Kern einen mittelbaren Anteil an der Sekretion zu nehmen scheint.

In Geweben, wo man die Anzeichen für eine Kerndegeneration findet, wird man mit Recht wohl die Frage aufwerfen: Findet

eine Kernregeneration statt? — In welcher Weise vollzieht sie sich?

Obwohl es mir nie gelang, Mitosen im Asseldarm nachzuweisen, und obwohl ich in der gesamten Literatur keine Belege dafür fand, möchte ich nicht ohne weiteres das Vorkommen mitotischer Zellteilungen in Abrede stellen. Ich glaube vielmehr, daß die Mitose im Asseldarm vorkommt. Sie wird jedoch derart schnell vor sich gehen, daß man sie nur selten einmal zu Gesicht bekommt.

Zwar bilden Carnoy[4]) und Ziegler und vom Rath[39]) Amitosen vom Asseldarm ab; doch zeigte ich gelegentlich der Besprechung der funktionellen Zustände des Kernes, daß sich die genannten Forscher in ihrer Annahme geirrt haben. Es gibt auch Autoren, wie Mc Murrich[31]), Schönichen[38]), die behaupten, im postembryonalen Leben des Asellus käme überhaupt keine Zellvermehrung vor. So sagt Mc Murrich, der die Darmzellen junger und alter Asseln auf das sorgfältigste gemessen und gezählt haben will: »The increase in the size of »midgut« of the land Isopods is not due to an increase in the number of cells, i. e. to cell-division, but to an increase in the size of the cells present at the close of embryonic life«. Mit dieser Angabe, die ich leider nachzuprüfen versäumte, erschwert sich Mc Murrich die Begründung der Möglichkeit einer Regeneration, der doch durch die Annahme der Mitose in so ungezwungener Weise entsprochen wird. Mc Murrich spricht vielmehr von einem Regenerationsherd im Anfang des Mitteldarmes; aber er bildet ihn weder ab, noch gibt er eine klare Schilderung. Da ich nie einen solchen Regenerationsherd gefunden habe, kann ich der Mc Murrich schen Ansicht nicht beistimmen.

Im folgenden seien die Ergebnisse über Degeneration und Regeneration kurz zusammengefaßt: Die paranukleären Körper, entstanden in einer Vakuole des Kerns, sind Zerfallprodukte des letzteren. Der Kern selbst geht allmählich (aus Gründen, die mit der Sekretion in Zusammenhang stehen) der Vernichtung entgegen. In der Mitose besitzt der Darm ein Mittel des Zellersatzes.

Der zweite Teil dieser Arbeit soll sich mit der

Physiologie des Asseldarmes

beschäftigen.

Ich beginne mit der Sekretion.

Die Angaben über Sekretion im Darm der Isopoden sind sehr spärlich.

Von Huet[18]) besitzen wir die nachstehend angeführten Ergebnisse einiger physiologischer Versuche, die zeigen, in welcher Weise das Darm- und Lebersekret auf tierische und pflanzliche Stoffe wirkt: »L'intestin duodénal et les utricules biliaires n'agissent pas sur les matières féculentes . . . Ces deux organes agissent au contraire sur les fibres musculaires et en général sur les substances albuminoïdes, blanc d'oeuf coagulé, protoplasme des cellules végétales, en les dissolvant. Mais elles ne se comportent pas tout à fait de la même façon à l'égard des muscles. Dans tous les cas la striation a disparu après vingt-quatre heures et la fibre musculaire est devenue complètement granuleuse, mais le sarcolemme, et en général le tissu conjonctif des muscles traités par les utricules biliaires était encore très apparent, tandisque celui des muscles traités par la muqueuse intestinale était presque complètement dissous, mais la substance même de la fibre musculaire était moins profondément atteinte, son contour se laissait entrevoir, tandisque dans le premier cas elle était complètement désagrégée . . . Quant à l'action que ces différents organes peuvent avoir sur les matières grasses, les différentes expériences que nous avons institué dans le but d'élucider cette question ne nous ont donné que des résultats négatifs«.

Conklin[5]) spricht von einer homogenen, mit Eisenhämatoxylin stark färbbaren Substanz, von der es heißt: »I believe it is a form of secretion which is being elaborated by the cell to be poured through the cannels mentioned into the alimentary canal. The proximity of nucleus to this substance, as well as the aggregation of the chromatin on the side of nucleus next to it, suggets that the nucleus must play an important role in its formation«.

Mc Murrich[31]) sagt: »In the last named genus (Armadillidium) the vacuoles which are characterized by containing a floccular stainable material, extend frequently through many cells, appearing in surface preparations like more ore less extensive blisters of the epithelium. I at first thought they were artifacts produced by osmosis during the preparation of the gut for fixation, but preparations which were made from animals opened under corrosive sublimate, so that fixation of the tissue took place before any osmosis capable of producing such changes could occur, showed them quite as well as preparations from animals which were opened under normal salt solution. They undoubtedly exist in the living epithelium. Sections through a large vacuole of this type show that it is contained within the cytoplasm, the outer and inner layers of which are forced apart, the nuclei of the cells lying sometimes in the inner layer, and usually showing greater or less signs of compression«.

Schönichen[38]) hat ebenfalls Vakuolen aus dem Asseldarm beschrieben. Sie sollen nach seiner Meinung entweder resorbierte Nahrungsstoffe oder Sekretstoffe enthalten.

Wenn ich nunmehr versuche, den Vorgang der Sekretion zu schildern, so werde ich mich in meiner Darstellung an die in den Fig. 28 a bis 31 gezeichneten Sekretionsbilder halten. Zuvor aber möchte ich eine kurze Beschreibung der Bilder selbst geben.

Die Fig. 28 a und 28 b entsprechen dem dritten und fünften Querschnitt durch eine Epithelzelle des Asseldarmes. Dicht am Kern, zwischen diesem und der Cuticula, zeigt sich im Protoplasma eine unscharf begrenzte lichte Stelle. Sie ist nicht etwa ein Kunstprodukt. Denn in Fig. 25 b ist sie, wie auch auf den vorhergehenden und nachfolgenden (hier nicht gezeichneten) Schnitten, sehr deutlich zu sehen. Könnte man die in Fig. 28 a und 28 b angeschnittene Zelle aus den einzelnen Querschnitten wiederum zusammensetzen, so würde man erkennen, daß jene lichte Stelle die Gestalt etwa einer Blase hat. Ich will sie »Sekretblase« nennen, weil in ihr, wie wir noch sehen werden, das Sekret bereitet wird.

Die Sekretblase ist erfüllt von einem fein granulierten, schwach färbbaren Inhalt. Das Protoplasma dagegen weist eine kräftigere Färbung auf. Die in Fig. 29 dargestellten Verhältnisse sind nicht sehr von denjenigen der vorhergehenden Figur verschieden. Die Sekretblase ist rechts oben durch eine zarte fibrilläre Struktur abgegrenzt. Mitten in der Blase befindet sich ein stärker gefärbtes Gerinnsel; im übrigen ist ihr Inhalt noch so fein granuliert wie in Fig. 28 b. Aus dem in Fig. 30 dargestellten Querschnitt läßt sich entnehmen, daß die Sekretblase von einer aus mehreren dünnen Schichten bestehenden Membran umgrenzt ist, da sich auf dem Schnitt deutlich fädige Strukturen erkennen lassen, die die Sekretblase einschließen. Sie ist außerdem von zarten Stützfibrillen umsponnen. Der Kern ist leicht eingebuchtet. Das dunkle Gerinnsel in der Blase, das wir schon in Fig. 29 bemerkten, hat in Fig. 30 bedeutend an Umfang zugenommen. Es erfüllt die ganze Blase und erscheint ziemlich flockig. Im Gegensatz zu den vorhergehenden Bildern ist das Protoplasma schwächer gefärbt. In Fig. 31 endlich fehlt die Membran der Sekretblase. Ihr Inhalt erscheint als eine mit Säurefuchsin schwach rosa gefärbte Masse. Das Protoplasma hat einen blaßvioletten, von der Anwendung des D e l a f i e l d schen Hämatoxylins herrührenden Farbton angenommen, der in der Nähe der Basalmembran etwas stärker ist.

In der Reihenfolge nun, in der wir soeben die einzelnen Bilder betrachtet haben, dürfte sich meiner Meinung nach der Sekretionsvorgang abspielen.

Zwischen Kern und Cuticula bildet sich, dem ersteren meist dicht anliegend, die Sekretblase. Ihr Inhalt, das spätere Sekret, ist zuerst fein granuliert (Fig. 28 a und 28 b). In späteren Stadien wird der Inhalt der Sekretblase flockiger und gewinnt an Färbbarkeit (Fig. 29 und 30), bis er endlich das Aussehen einer ziemlich kompakten Masse hat (Fig. 31). Dies ist der Zustand des fertigen Sekrets nach der Fixierung. In der lebenden Zelle kommt das Sekret natürlich in flüssigem Zustand vor.

In erster Linie ist wohl das P r o t o p l a s m a an der Bereitung des Sekrets beteiligt. Daß aber auch der K e r n einigen Anteil

daran nimmt, dafür scheint mir der Umstand zu sprechen, daß sich die Sekretblase immer in unmittelbarer Nähe des Kernes bildet.

Bezüglich des Zustandekommens der in Fig. 30 sehr schön ausgebildeten Membran der Sekretblase möchte ich auf eine Stelle hinweisen, die sich in der Maziarskischen[29]) Arbeit »Sur les changements morphologiques de la structure nucléaire etc.« findet. Dort heißt es S. 571: »... nous connaissons un grand nombre des membranes tantôt externes qui délimitent la cellule du milieu extérieur, tantôt internes, par lesquelles le protoplasme se limite des vacuoles ou des corps de toute nature que la cellule renferme. Ces membranes, surtout internes, ne diffèrent en rien du protoplasme environnant. Une telle membrane peut se former momentanément pour disparaître bientôt. Les œufs p. e. s'entourent après la fécondation d'une membrane qui peut être détachée et cette opération n'influence en rien sur le développement de l'œuf. Ce sont donc dans beaucoup de cas des formations transitoires qui peuvent disparaître pour se former de nouveau«.

Ich bin davon überzeugt, daß die Membran der Sekretblase kein Kunstprodukt ist; daß sie im Gegenteil in der lebenden Zelle vorkommt. Wie wäre sonst ihr Erscheinen und Verschwinden zu erklären in Präparaten, die völlig gleichmäßig behandelt worden sind? Ich glaube vielmehr, daß das Vorhandensein der Membran in Zusammenhang steht mit dem chemischen Zustand des Sekrets.

Leider habe ich kein einziges Bild erhalten, aus dem zu ersehen wäre, in welcher Weise das Sekret austritt, obwohl ich meine Futtertiere in den verschiedensten Zwischenräumen abtötete. Das eine aber ist gewiß: da die Cuticula keine Poren besitzt, kann das Sekret nur vermittelst Osmose durch die als permeabel anzunehmende Cuticula in das Darmlumen diffundieren. Hier wird es in der von Huet[18]) eruierten Weise auf die Nahrungsstoffe einwirken, indem es in erster Linie die albuminoiden Substanzen und das pflanzliche Zellprotoplasma auflöst.

In Fig. 30 sahen wir den Kern eingebuchtet. Bereits Mc Murrich[31]) hat auf diese Erscheinung hingewiesen. Die Einbuchtung

rührt offenbar von dem Druck her, den die prall gefüllte Sekretblase auf den Kern ausübt. Der Kern, nur begrenzt von einer sehr dünnen Membran, muß diesem Druck nachgeben, indem er sich mehr oder weniger einbuchtet. Dieser Vorgang sowie die Vergrößerung der Kernoberfläche durch Ausstrecken zahlreicher Fortsätze nach dem Ort der Stoffaufnahme sind die Hauptursachen für das Zustandekommen unregelmäßiger Kernformen.

Wie ich an einer anderen Stelle schon erwähnte, vollzieht sich die Sekretion fast ausschließlich in den Zellen der Dorsalrinne.

Zum Schluß möchte ich einige die Sekretion betreffende Beobachtungen mitteilen, die ich an überlebenden Därmen machte.

Ein ausgewachsenes Tier wurde nach 14 tägigem Fasten 54 Stunden hindurch mit fein zerhacktem Ochsenfleisch gefüttert. Der herauspräparierte, in einem Tropfen physiologischer Kochsalzlösung unters Mikroskop gebrachte Darm bot folgendes Bild: Über vielen Kernen zeigten sich helle Blasen; besonders deutlich zu sehen waren sie in dem Teil des Darmes, der nicht mit Nahrung erfüllt war. Nach Zusatz von 1 proz. Pilokarpinlösung entstanden zahlreiche neue Blasen.

Der zweite Fall, den ich noch erwähnen will, bezieht sich auf ein Tier, das ebenfalls 14 Tage gehungert hatte und während 55 Stunden mit Ochsenfleisch gefüttert worden war. Auch hier waren über den (wie es schien leicht eingebuchteten) Kernen helle Blasen sichtbar. Einige Tropfen einer 1 proz. Pilokarpinlösung bewirkten zunächst eine fließende Bewegung des Protoplasmas und dann plötzlich die Entstehung schnell anwachsender Blasen. Durch Zusatz von Alkohol konnte ich den Inhalt der Blasen ausfällen.

Wir müssen uns endlich noch kurz mit der im Asseldarm sich vollziehenden Resorption der Nahrungsstoffe beschäftigen.

In der älteren Isopodenliteratur finden sich über den Vorgang der Resorption nur ganz vereinzelte Angaben, die sich auf sehr allgemeine Dinge beziehen.

So sagt I d e[19]): »On peut dire sans hérésie que cette production (die Dorsalrinne) augmente la surface d'absorption de l'intestin . . . Si l'on ajoute à cela le voisinage immédiat de cavités où le sang circule, condition éminément favorable à l'absorption, cette hypothèse devient très plausible. Ce qui démontre, du reste, que les aliments subissent dans cette partie une absorption très active, c'est qu'on les y trouve manifestement moins aqueux que dans la seconde partie de l'intestin«.

Demgegenüber leugnet Mc Murrich[31]) wegen der Erfolglosigkeit seiner Fütterungsversuche mit Cochenille jegliche im Darm selbst stattfindende Resorption. »These results«, sagt er, »show, that the ‚midgut' of Armadillidium serves for the passage of undigested materiel to the exterior. Digestion and absorption are both performed by the liver caeca, and apparently by them alone.«

Die Argumente Mc Murrichs sucht Schönichen[38]) im einzelnen zu widerlegen, wobei er zu dem Schluß kommt, daß »der Mitteldarm der Asseln den Funktionen der Resorption und Sekretion gleichzeitig dienstbar ist«.

Mit diesen allgemeinen Bemerkungen ist für die Erkenntnis der Resorption nicht viel gewonnen. Nur das Experiment kann hier, wie ich glaube, weiterführen.

So unternahm ich denn eine Reihe von Versuchen. Meine Methode dabei war folgende. Ich ließ eine Anzahl ausgewachsener Tiere längere Zeit hungern und fütterte sie dann in sehr verschiedener Weise. Teils mit pflanzlicher Nahrung, wie man sie in jedem mit Asseln bevölkerten Tümpel findet, teils mit tierischer, wie zerhacktem Ochsenfleisch, Rinderfett u. dgl. Auch gab ich einigen Asseln chinesische Tusche, anderen Karmin zu fressen in der Hoffnung, beide Farbstoffe in den Darmepithelzellen nachweisen zu können. Leider sah ich mich in dieser Hoffnung getäuscht. Denn wie die spätere Untersuchung von Schnitten lehrte, waren die Därme zwar mit Tusche bzw. Karmin angefüllt, die Epithelzellen aber zeigten keine Spur davon.

Da die Cuticula keine Poren besitzt, können die durch das Leber- und Darmsekret gelösten Nahrungsstoffe einzig und allein auf osmotischem Wege in die Zellen des Darmepithels gelangen. Hierbei spielt die Cuticula den zu resorbierenden Stoffen gegenüber die Rolle etwa einer Pfefferschen[33]) Niederschlagsmembran.

Bevor ich den Vorgang der Resorption im Zusammenhang schildere, will ich in Kürze die jenen Vorgang darstellenden Fig. 32 bis 37 erläutern.

Fig. 37 stellt ein Stück vom Darmquerschnitt eines Tieres dar, das 14 Tage gehungert hatte und darauf 2 Stunden mit Ochsenfleisch gefüttert worden war. An der abgebildeten Stelle wurde die Cuticula fast vollständig durch das Messer losgerissen. Sie hat sich zum Teil über den Querschnitt gelegt. Das Tier stand vor der Häutung, denn unter der Cuticula ist ein Saum dunkler gefärbten Protoplasmas zu erkennen und in diesem die chitinogenen Sekretbecherchen. Ferner sieht man dort zahlreiche stark safranophile Granula, die, wie ich noch zeigen werde, Albumosegranula sind. Auch in Fig. 33 sind sie unterhalb der Cuticula sichtbar. Das Tier, von dem dieser Querschnitt stammt, hatte nach 14 tägigem Fasten 4½ Stunden hindurch Ochsenfleisch zu fressen bekommen. Die Albumosegranula sind, besonders rechts, in großer Zahl vorhanden. In Fig. 34 haben sich die Albumosegranula mit Säurefuchsin intensiv rot gefärbt, während Kern und Protoplasma die Farbe des Delafield schen Hämatoxylins angenommen haben. Die Granula sind bereits tiefer in die Zelle eingedrungen. Sie bilden hier ein ganzes Nest. Das Tier, das 14 Tage hindurch gehungert hatte, war 98 Stunden mit Ochsenfleisch gefüttert worden. Fig. 35 entspricht einem Querschnitt von einem Tier, das nach 14 tägigem Fasten und darauffolgender 6½ stündiger Fleischfütterung abgetötet worden war. Die rot gefärbten Albumosegranula sind größer, aber weniger zahlreich. Sie liegen schon tiefer in der Zelle. Der in Fig. 36 dargestellte Querschnitt ist einem Tier entnommen, das 14 Tage lang gehungert hatte und darauf während 10½ Stunden mit Ochsenfleisch ge-

füttert worden war. Die Cuticula ist zum Teil durch das Messer losgerissen. Die mit Safranin intensiv gefärbten Albumosegranula befinden sich fast alle in der Mitte der Zelle. Nur zwei gewahrt man noch innerhalb des dunklen Saumes unter der Cuticula. Das Tier endlich, von dem ich in Fig. 37 einen Querschnitt gezeichnet habe, hatte nach 14 tägigem Hungern 122½ Stunden hindurch Ochsenfleisch gefressen. Die Albumosegranula sind sehr groß und liegen teils in der Mitte der Zelle, teils in der Nähe der Basalmembran.

Auf Grund der soeben besprochenen Bilder dürfte sich die Resorption etwa so vollziehen: die durch das Darm- und Lebersekret gelösten Nahrungsstoffe diffundieren vom Lumen durch die permeable Cuticula in das Epithel. Die resorbierte Nahrung erscheint hier in Form von Tröpfchen, die infolge der Fixierung koagulieren. Die Koagulationsprodukte sind die oben beschriebenen Granula. Die Tröpfchen vergrößern sich, indem mehrere zusammenfließen. Sie durchwandern allmählich die Zelle von der Cuticula bis zur Basalmembran.

Bis hierher konnte ich mich an tatsächliche Befunde halten. Was das weitere Schicksal der Albumosegranula betrifft, so bin ich hier auf Vermutungen angewiesen. Es scheint, daß die Granula, an der Basalmembran angelangt, eine Umwandlung erleiden derart, daß sich ihre Existenz dem mikrochemischen Nachweis entzieht. Alle Gründe sprechen dafür, daß die resorbierte Nahrung nach ihrer stofflichen Umwandlung in die Leibeshöhlenflüssigkeit gelangt, was ebenfalls durch Osmose geschehen müßte. Von hier aus wird sie dann durch die Blutbahnen den einzelnen Organen des Körpers zugeführt.

Leider ist es mir trotz aller Bemühungen nicht gelungen, im Cölom irgendwelche Granula nachzuweisen. Dasselbe bestätigt auch Murlin[32]): »It has long been known for mammals«, sagt er, »that neither albumose nor peptone occurs in the circulation; in other words, the peptone is changed back to proteid before it reaches the blood stream. We might expect that such would be the case here also. The morphological support for this view

is positive, so far as it goes. In extracting and fixing intestines some of the coelomic fluid is invariably found precipitated on the outer surface; and in studying whole intestines, I have had occasion to precipitate large quantities of the coelomic fluid on the slide: in no case have I seen albumose granules in the coagulum«.

Um mich von der albuminoiden Natur der Granula zu überzeugen, machte ich die von A. Fischer[7]) vorgeschriebene Reaktion auf Albumose. Der auf den nachstehend geschilderten Reaktionen beruhende Nachweis der Osmiumalbumose zerfällt in drei Teile: 1. Fixierung mit Osmiumessigsäure und Alkohol. 2. Färbung mit Säurefuchsin, Differenzierung mit Alkohol: im Osmiummaterial schöne rote Granula, im Alkoholmaterial nichts. 3. Lösung der Osmiumalbumose mit Kaliumpermanganat und Salzsäure, Oxalsäure, heißem Wasser. Lösen sich die Granula nicht, so ist keine Albumose vorhanden.

Die auf diese Weise vorgenommene Untersuchung ergab das Vorhandensein von Albumose in den Granulis, ein Resultat, das bei der angeordneten Versuchsreihe nicht anders zu erwarten war.

Die Resorption von Fett findet nicht, wie Murlin[32]) annimmt, im Darm statt, sondern in den Leberschläuchen. Fig. 38, ein Querschnitt durch einen Leberschlauch, zeigt dies ganz deutlich. Das Tier war nach längerem Hungern 6½ Stunden mit Fleisch und Fett gefüttert und darauf mit Hermannscher Flüssigkeit (Osmiumplatinchloridessigsäure) fixiert worden. Der Schnitt wurde mit Safranin-Pikroindigokarmin gefärbt. Während der Kern rot, das Protoplasma blaßgrün tingiert ist, sind die Granula unterhalb des Kernes tiefschwarz. Die Schwärzung ist auf die Einwirkung der Osmiumsäure zurückzuführen und zeigt das Vorhandensein von Fett in den Granulis an.

Auch bei den Decapoden ist Fett in den Drüsenschläuchen nachgewiesen worden. So berichtet Jordan[20]): »Schon Meckel[30]) und Lereboullet[24]) sowie Frey und Leukart[9]) fanden das Epithel der Drüsenschläuche aus zweierlei Zellen zusammen-

gesetzt, welche Meckel als fett- und bilinhaltige, Lereboullet als Fettzellen und ‚cellules biliaires' bezeichnete. Auch Frey und Leukart sahen die ersteren als Fettzellen an, während sie die letzteren nur ‚Zellen mit wasserklarem Inhalt' nannten.«

Über die Möglichkeit einer Resorption im Darm der Decapoden äußert sich Frenzel[18]) folgendermaßen: »Gelangen die zu resorbierenden Stoffe in den Mitteldarm, so finden sie hier bei den meisten Decapoden eine sehr geringe Oberfläche, wo sie aufgenommen werden könnten, nämlich nur das Epithel des Darmrohres selbst . . . Daß hier, in diesem oft äußerst kurzen Darmstück, das dazu noch von geringerem Durchmesser als das nachfolgende Stück ist, die gesamte Resorption vor sich gehen sollte, halte ich für ganz undenkbar, da ja nicht einmal durch eine Klappenvorrichtung oder dergleichen dafür gesorgt ist, daß der Speisebrei längere Zeit hindurch hier festgehalten wird. Und wenn im Mitteldarm überhaupt resorbiert wird, so könnte dies nur in einem ganz bescheidenen Maße geschehen.«

In der Frage nach der Fettresorption bei den Mollusken kommen Biedermann und Moritz[2]) auf Grund ihrer durchaus negativen Befunde zu dem Urteil, daß im Magen und eigentlichen Darm eine irgend erhebliche Aufnahme von Fett nicht erfolge.

Murlin[32]), der glaubt im Darmepithel der Landasseln eine Fettresorption nachgewiesen zu haben, hat sich zur Färbung seiner Präparate fast ausschließlich des Eisenhämatoxylins bedient, einer Färbemethode, von der einerseits feststeht, daß sie in ihren Ergebnissen nicht ganz einwandfrei ist und die anderseits die bekannte Reaktion auf Fett durch die Osmiumschwärzung nicht zur Anwendung bringen läßt. Jedenfalls sind die Murlinschen Ergebnisse in diesem Punkte mit einiger Vorsicht aufzunehmen, wenigstens soweit ich es beurteilen kann. Denn meine Untersuchungen über Fettresorption lassen an Vollständigkeit zu wünschen übrig.

Nicht anders steht es mit meinen Untersuchungen über die Resorption von Kohlehydraten. Hier bietet sich späteren

Untersuchern noch ein reiches Arbeitsfeld, d. h. wenn sich bis dahin die mikrochemische Technik auf einer höheren Stufe der Vervollkommnung befindet, als es heute der Fall ist.

Murlin[32]) erhielt bei Tieren, die er auf Resorption von Kohlehydraten hin untersuchte, in einer Anzahl von Fällen nach Anwendung des Mooreschen Reagenses »splendid reactions for dextrose ... However, the reaction was controlled by trying intestines from animals known not to have eaten; and no indication of dextrose was obtained. Intestines were tested again fifty hours after feeding; and good indications were obtained«.

Hier möchte ich meine Untersuchung abschließen, auf deren Ergebnisse im folgenden noch einmal in Kürze hingewiesen sei.

1. Die Dorsalrinne ist ein die sezernierende Oberfläche des Darmes vergrößerndes Organ, das gleichzeitig zur Ableitung des Lebersekrets dient.

2. Die Muskulatur setzt sich zusammen aus quergestreiften Längs- und Ringmuskeln.

3. Die Cuticula hat keine Poren. Sie ist ein Ausscheidungsprodukt der chitinogenen Sekretbecherchen.

4. Die Darmepithelzellen sind durch große Kerne ausgezeichnet, welche die Fähigkeit ausgedehnter Gestaltsveränderung besitzen. Die regelmäßigen sowohl als die unregelmäßigen Kernformen sind der Ausdruck für zwei verschiedene und entgegengesetzte funktionelle Zustände des Kernes selbst. Es gibt chromatinreiche und chromatinarme Kerne. Drei bis zwölf acidophile Nukleolen. Die Kernmembran ist außerordentlich dünn.

5. Das Darmepithel ist zusammengesetzt aus Zellen, die in so inniger Verbindung miteinander stehen, daß sie weder durch Mazeration isoliert noch ihre Membranen mit Hilfe irgendeiner Färbemethode sichtbar gemacht werden können.

6. Die Stützfibrillen, hervorgegangen aus verdichtetem Protoplasma, sind ein für statische und mechanische Beanspruchungen geeignetes Gerüstwerk elastischer Fasern, die an der Abgrenzung der Zellen beteiligt sind.

7. Die Protoplasmastruktur des Asseldarmes entspricht den Forderungen der Gerüsttheorie.

8. Die paranukleären Körper, entstanden in einer Vakuole des Kerns, sind Zerfallprodukte des letzteren.

9. In der Mitose besitzt der Darm ein Mittel des Zellersatzes.

10. Das Sekret bildet sich in einer dem Kern dicht anliegenden Sekretblase.

11. Die durch das Darm- und Lebersekret gelösten albuminoiden Nahrungsstoffe diffundieren vom Lumen durch die permeable Cuticula in das Epithel, durchwandern dasselbe und gelangen auf osmotischem Wege durch die Basalmembran in die Leibeshöhle.

12. Die Resorption von Fett findet in den Leberschläuchen statt.

Ich bin mir wohl bewußt, daß ich die mir gestellte Aufgabe nicht restlos gelöst habe. Wenn ich trotzdem einiges zur weiteren Aufklärung der ebenso interessanten wie komplizierten Darmverhältnisse bei den Wasserasseln beigetragen habe, soll es mich mit Freude erfüllen.

Meinem hochverehrten Lehrer aber, Herrn Geheimrat Richard von Hertwig, der mir die Anregung zu dieser Arbeit gab und stets ein gütiges Interesse für mich an den Tag legte, sowie Herrn Professor Goldschmidt, der mich mit Rat und Tat unterstützte, sei an dieser Stelle herzlicher Dank gesagt.

Literaturverzeichnis.

1. van Bambeke, Des déformations artificielles du noyau. Arch. de Biol. T. VII. 1887.
2. Biedermann und Moritz, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. III. Über die Funktion der sog. »Leber« der Mollusken. Arch. f. ges. Physiol. Bd. 75. 1899.
3. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und Protoplasma. Leipzig 1892.
4. Carnoy, La cytodiérèse chez les Arthropodes. La Cellule. T. I. 1885.
5. Conklin, The relation of nuclei and cytoplasm in the intestinal cells of land Isopods. The American Naturalist. Vol. XXXI. 1897.
6. Eberth und Müller, Untersuchungen über das Pankreas. Zeitschr. f. wiss. Zool. Sppl. Bd. 53. 1892.
7. Fischer, A., Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.
8. Frenzel, Über den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 25. 1885.
9. Frey und Leukart, Lehrbuch der Anatomie der wirbellosen Tiere. 1847.
10. Frommann, Zur Lehre von der Struktur der Zelle. Jenaische Zeitschrift f. Med. und Naturw. Bd. 9. 1875.
11. Gurwitsch, Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904.
12. Hardy, On the structure of cell protoplasm. Journ. of Physiol. Vol. XXIV. 1899.
13. Heidenhain, M., Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen. Anat. Anz. 1899.
14. Derselbe, Plasma und Zelle. Zweite Lieferung. Jena 1911.
15. Heitzmann, Untersuchungen über Protoplasma. Wiener Sitzungsbericht math. naturw. Kl. Bd. 67. 1873.
16. Hertwig, O., Allgemeine Biologie. Jena 1909.
17. Hertwig, R., Über Korrelation von Zell- und Kerngröße. Biol. Zentralblatt. Bd. 23. 1902.
18. Huet, Nouvelles recherches sur les Crustacés Isopodes. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. T. XIX. 1883.
19. Ide, Le tube digestif des Edriophthalmes. La Cellule. T. VIII. 1892.
20. Jordan, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. IV. Die Verdauung des Flußkrebses. Arch. f. ges. Physiol. Bd. 101. 1904.

21. Klein, Observations on the structure of cells and nuclei. Quarterly Journ. of microsc. science. Vol. XVIII. 1878.
22. Lee, La régression du fuseau caryocinétique. La Cellule. T. XI. 1895.
23. Lereboullet, Mémoires sur les Crustacés de la famille des Cloportides qui habitent les environs de Strasbourg. Mém. de la Soc. du Muséum d'hist. nat. de Strasbourg. 1850.
24. Derselbe, Mémoire sur la structure intime du foie. Paris 1853.
25. Leydig, Vom Bau des tierischen Körpers. Handbuch d. vergl. Anat. Tübingen 1864.
26. Derselbe, Über Amphipoden und Isopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30 Sppl. 1878.
27. Derselbe, Zelle und Gewebe. Bonn 1885.
28. Maziarski, Contributions à l'étude de la relation du noyau avec le protoplasme cellulaire. Bulletin de l'Acad. des Sciences de Cracovie 1904.
29. Derselbe, Sur les changements morphologiques de la structure nucléaire dans les cellules glandulaires. Arch. f. Zellforschung. Bd. 4. 1910.
30. Meckel, Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. Müllers Arch. 1846.
31. Mc Murrich, The epithelium of the so-called »midgut« of the terrestrial Isopods. Journ. of Morph. Vol. XIV. 1898.
32. Murlin, Absorption and secretion in the digestive system of the land Isopods. Proceedings of the Acad. of Nat. Sciences of Philadelphia. Vol. LIV. 1902.
33. Pfeffer, W., Osmotische Untersuchungen. Leipzig 1877.
34. Prenant, Rapports du noyau et du corps protoplasmique dans les cellules des tubes hépatiques de l'Oniscus murarius. Comptes rendues hebd. des Séances et Mém. de la Soc. de Biol. 1897.
35. Derselbe, Sur le protoplasme supérieur. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 1898/9.
36. Ryder and Pennington, Non-sexual conjugation of the adjacent cells of an epithelium. Zool. Anz. Bd. 9. 1894.
37. Schmitz, Untersuchungen über die Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzelle. Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde. Bonn 1880.
38. Schönichen, Der Darmkanal der Onisciden und Aselliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 65. 1899.
39. Ziegler und vom Rath, Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. Biol. Zentralbl. Bd. 11. 1891.

Erklärung der Abbildungen.

Tafelfiguren.

Die Abbildungen sind mit dem A b b e schen Zeichenapparat bei 170 mm Tubuslänge in Objekttischhöhe entworfen.

Fig. 1. Darmquerschnitt. H e r m a n n. Eisenhämatoxylin. Vergr. 105 ×.
» 2. Muskulatur (Längs- und Ringmuskeln). Totalpräparat. Die darunterliegende Epithelschicht nicht gezeichnet. Z e n k e r. Boraxkarmin-Bleu de Lyon. Vergr. 210 ×.
» 3. Dasselbe Präparat. Stark vergrößert und halbschematisch. Vergr. 700.
» 4. Ein Stück Ringmuskulatur, quer geschnitten. H e r m a n n. Safranin-Pikroindigokarmin. Vergr. 1260 ×.
» 5. Cuticula, mittels Kalilauge isoliert und mit Bleu de Lyon gefärbt. Vergr. 1200 ×.
» 6. Querschnitt. Chitinogene Sekretbecherchen unter der Cuticula. Stützfibrillen. H e r m a n n. Eisenhämatoxylin. Vergr. 700 ×.
» 7. Dasselbe Präparat. Chitinogene Sekretbecherchen. Vergr. 700 ×.
» 8. Totalpräparat. Regelmäßige Kerne, von einem Hungertier stammend. Z e n k e r. Boraxkarmin-Bleu de Lyon. Vergr. 280 ×.
» 9. Totalpräparat. Unregelmäßige Kerne, von einem Futtertier stammend. Z e n k e r. Boraxkarmin-Pikrinsäure. Vergr. 280 ×.
» 10a. Querschnitt. Kern distal ohne Membran. Osmiumessigsäure. Säurefuchsin-Pikrinalkohol. Vergr. 630 ×.
» 10b. Querschnitt vom selben Kern, auf den in Fig. 10a dargestellten unmittelbar folgend. Membran vorhanden. Kern chromatinreich. Stützfibrillen. Vergr. 630 ×.
» 11. Querschnitt. Ausgetretener Nucleolus. H e r m a n n. Safranin-Pikroindigokarmin. Vergr. 630 ×.
» 12. Querschnitt. Chromatinärmer Kern. Lininnetz. P e r e n n y. Eisenhämatoxylin-Lichtgrün. Vergr. 1260 ×.
» 13. Totalpräparat. Vier Darmepithelzellen. Abgrenzung durch die im optischen Schnitt erscheinenden Stützfibrillen. Z e n k e r. Boraxkarmin-Bleu de Lyon. Vergr. 152 ×.
» 14. Querschnitt. Stützfibrillen, scheinbar den Kern durchwachsend. Furchen auf der Innen- und Außenseite des Darms. H e r m a n n. Safranin-Pikroindigokarmin. Vergr. 630 ×.
» 15. Querschnitt. Protoplasmastruktur. H e r m a n n. Safranin-Pikroindigokarmin. Vergr. 420 ×.

Fig. 16. Totalpräparat. Paranukleärer Körper, wenig vakuolisiert. Über demselben drei unregelmäßige Kerne. Zenker. Boraxkarmin-Pikrinsäure. Vergr. 280 ×.

» 17. Querschnitt. Paranukleärer Körper, am Rande mit Safranin gefärbt. Hermann. Safranin-Pikroindigokarmin. Vergr. 630 ×.

» 18. Dasselbe Präparat. Der paranukleäre Körper fast vollständig mit Safranin gefärbt. Vergr. 630 ×.

» 19. Totalpräparat. Kern mit Binnenkörper und Vakuole. Sublimat. Delafields Hämatoxylin. Vergr. 420 ×.

» 20. Querschnitt. Kern mit Vakuole. Hermann. Safranin-Pikroindigokarmin. Vergr. 630 ×.

» 21a. Querschnitt. Degenerierender Kern. Hermann. Safranin-Pikroindigokarmin. Vergr. 840 ×.

» 21b. Querschnitt vom selben Kern, auf den in Fig. 21a dargestellten unmittelbar folgend. Vakuole mit Binnenkörper im Kern. Vergr. 840.

» 22. Querschnitt. Kern mit Vakuole und Binnenkörper. Hermann. Safranin-Pikroindigokarmin. Vergr. 630 ×.

» 23. Querschnitt. Kern mit Vakuole und Binnenkörper; neben dem Kern der paranukleäre Körper. Hermann. SafraninPikroindigokarmin. Vergr. 630 ×.

» 24. Querschnitt. In der Nähe der Cuticula stark vakuolisierter paranukleärer Körper. Hermann. Safranin-Pikroindigokarmin. Vergr. 420 ×.

» 25a. Querschnitt. Wenig vakuolisierter paranukleärer Körper. Hermann. Eisenhämatoxylin-Lichtgrün. Vergr. 1260 ×.

» 25b. Querschnitt. Stärker vakuolisierter paranukleärer Körper. Flemming. Delafields Hämatoxylin-Säurefuchsin-Pikrinalkohol. Vergr. 1260 ×.

» 26. Querschnitt. Phagocyten, ein paranukleäres Reststück beseitigend. Hermann. Safranin-Pikroindigokarmin. Vergr. 630 ×.

» 27. Querschnitt. Phagocyten, in die Zelle eindringend. Perenny. Safranin-Pikroindigokarmin. Vergr. 420 ×.

» 28a und 28b. Zwei Querschnitte vom selben Kern. Bildung der Sekretblase. Hermann. Safranin-Pikroindigokarmin. Vergr. 630 ×.

» 29. Querschnitt. Sekretblase, teilweise von einer Membran umhüllt. Hermann. Safranin-Pikroindigokarmin. Vergr. 420 ×.

» 30. Querschnitt. Sekretblase mit deutlicher Membran und flockigem Inhalt. Hermann. Safranin-Pikroindigokarmin. Vergr. 420 ×.

» 31. Querschnitt. Fertiges Sekret. Mann. Delafields Hämatoxylin-Säurefuchsin-Pikrinalkohol. Vergr. 630 ×.

» 32. Querschnitt. Cuticula durch das Messer losgerissen. Albumosegranula innerhalb des dunklen Saumes. Hermann. Safranin-Pikroindigokarmin. Vergr. 630 ×.

» 33. Querschnitt. Albumosegranula unter der Cuticula. Hermann. Safranin-Pikroindigokarmin. Vergr. 630 ×.

Fig. 34. Querschnitt. Ein Nest von Albumosegranula in der Zelle. Kern mit Fortsätzen nach der Cölomseite. Mann. Delafields Hämatoxylin-Säurefuchsin-Pikrinalkohol. Vergr. 630 ×.

» 35. Querschnitt. Albumosegranula in der Zelle. Hermann. Safranin-Pikroindigokarmin. Vergr. 630 ×.

» 36. Querschnitt. Cuticula teilweise durch das Messer losgerissen. Albumosegranula in der Zelle. Hermann. Safranin-Pikroindigokarmin. Vergr. 630 ×.

» 37. Querschnitt. Albumosegranula in der Nähe der Basalmembran. Hermann. Safranin-Pikroindigokarmin. Vergr. 420 ×.

» 38. Querschnitt durch eine Leberschlauchzelle. Osmiumgeschwärzte Fettgranula. Hermann. Safranin-Pikroindigokarmin. Vergr. 630 ×.

Textfiguren.

Fig. 1. Querschnitt. Kern a aus dem Magenepithel; Kern *b* und *c* aus dem Darmepithel. Kern *a* und *b* vom selben Schnitt. Hermann. Eisenhämatoxylin. Vergr. 280 ×.

» 2—8. Kern in sieben Querschnitte zerlegt (5 μ Schnittdicke). Stützfibrillen. Hermann. Eisenhämatoxylin. Vergr. 280 ×.

Lebenslauf.

Ich, Hans Hermann Bleher, wurde geboren zu Camberg im Taunus am 5. Februar 1885 als Sohn des damaligen Taubstummenlehrers daselbst und jetzigen Rektors zu Frankfurt a. M. Mathäus Bleher und seiner Ehefrau Sofie, geb. Rapp. Nach Besuch der Volksschule zu Camberg trat ich in die dortige Höhere Knabenschule ein. Ostern 1899 bestand ich die Aufnahmeprüfung in die Obertertia des Gymnasiums zu Höchst a. M., das ich im März 1905 mit dem Zeugnis der Reife verließ.

Vom 1. April 1905 bis 1. April 1906 diente ich als Einjährig-Freiwilliger im Inf.-Reg. Nr. 81 zu Frankfurt a. M.

Von April 1906 bis März 1907 studierte ich in Berlin Mathematik und Naturwissenschaften. Im Sommersemester 1907 und im Wintersemester 1907/08 setzte ich meine Studien in Heidelberg fort. Vom 4. Mai 1908 bis 3. März 1911 war ich in der Philosophischen Fakultät (mathematisch-naturwissenschaftliche Sektion) der Ludwig-Maximilians-Universität zu München immatrikuliert.